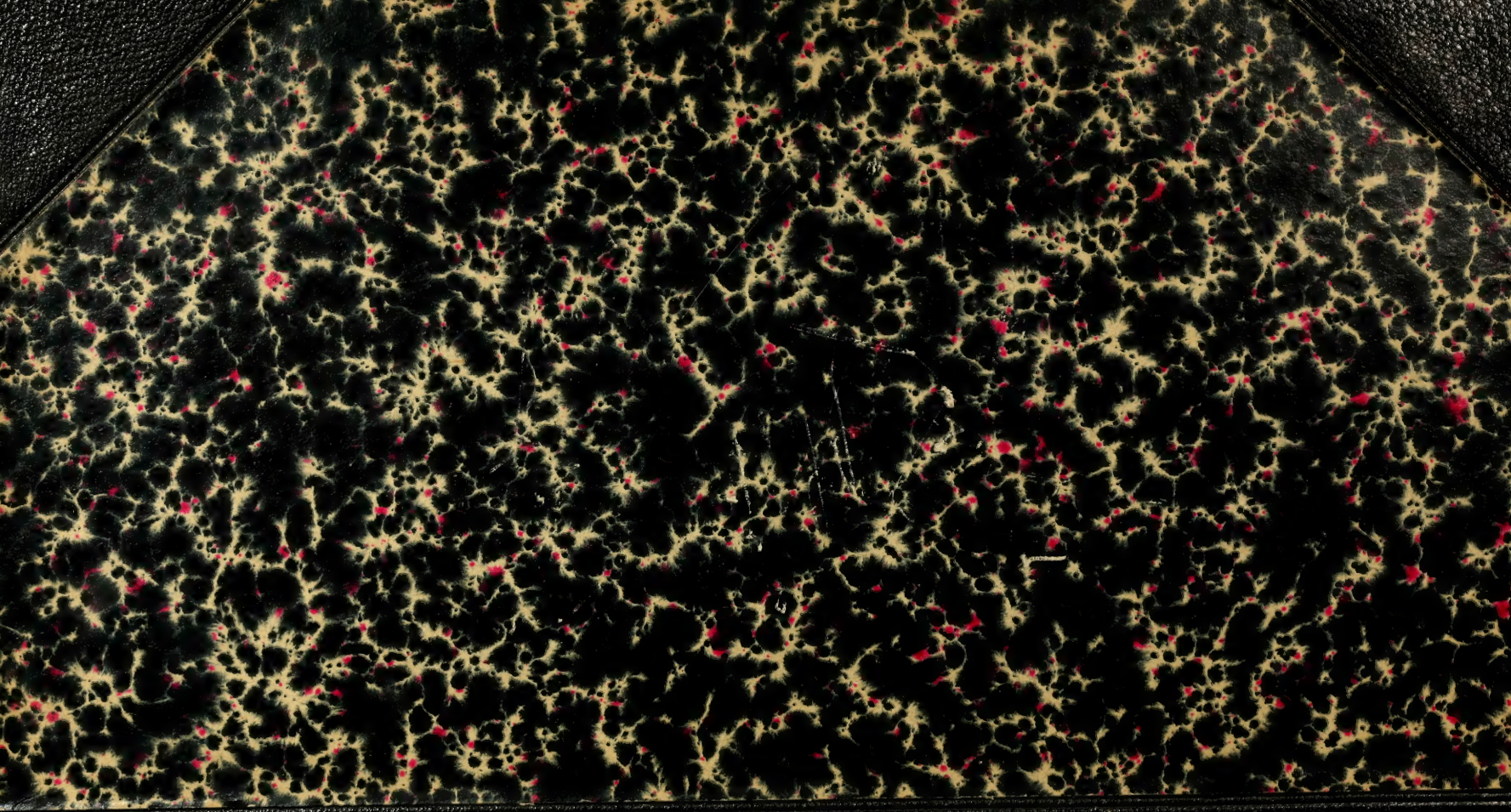


NAP
4956

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

7098

Exchange

July 2, 1900 – July 12, 1901

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

14. BAND.

MIT 18 TAFELN UND 11 ABBILDUNGEN IM TEXT.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1901.

Inhalt des vierzehnten Bandes.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben den 14. Juni 1900.

Seite

Das Phytoplankton des Golfes von Neapel nebst vergleichenden Ausblicken auf das des atlantischen Oceans. Von B. Schröder. (Mit Tafel 1.) 1

Mittheilungen über Copepoden. 12—14. Von W. Giesbrecht. (Mit Taf. 2—5.) 39

Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Von V. Faussek. (Mit Tafel 6—10 und 11 Figuren im Text.) 83

Drittes und viertes Heft.

Ausgegeben den 11. Juni 1901.

Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres. Von A. Borgert. (Mit Taf. 11.). 239

Studien über den Körperbau der Anneliden. Von E. Meyer. (Mit Taf. 12—17.) 247

Die Entwicklungsgeschichte des Corallineen-Genus *Sphaeranthera* Heydrich. Von F. Heydrich. (Mit Tafel 18.) 586

Die Schwimmbewegungen von *Rhizostoma pulmo*. Von J. v. Uexküll . . 620

Berichtigung.

Pag. 431 Zeile 20 von oben statt hier lies Thier.
» 479 » 4 » » » Aápthy lies Apáthy.

7098

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

14. BAND.

1. UND 2. HEFT.

MIT 10 TAFELN UND 11 FIGUREN IM TEXT.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1900.

Ausgegeben den 14. Juni 1900.

Inhalt.

	Seite
Schröder, B., Das Phytoplankton des Golfes von Neapel nebst vergleichenden Ausblicken auf das des atlantischen Oceans. (Mit Tafel 1.)	1
Giesbrecht, W., Mittheilungen über Copepoden. 12—14. (Mit Tafel 2—5.)	39
Faussek, V., Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. (Mit Tafel 6—10 und 11 Figuren im Text.)	83

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

R. Friedländer & Sohn in Berlin.

In unserem Verlage erschien 1898:

Grundzüge der mikroskopischen Technik

für Zoologen und Anatomen

von

A. B. Lee (Nyon) und **Paul Mayer** (Neapel).

Nach der 4. Ausgabe von A. B. Lee „The Microtomist's Vademecum".
Ein Band von IX und 470 Seiten in-8.
Preis in Leinwand gebunden: ℳ 16.—.

Ein unentbehrliches Handbuch für jeden Zootomen, welches die sämmtlichen in der mikroskopischen Technik gebräuchlichen Methoden (— meist vom Verfasser, Prof. Dr. P. Mayer selbst, in dem auf's vollständigste ausgestatteten Laboratorium der Zoologischen Station zu Neapel erprobt oder nachgeprüft —) enthält.

Die praktische Brauchbarkeit des Originals ist bereits durch vier englische und zwei französische Ausgaben erwiesen. Die vorliegende deutsche Bearbeitung, welche fast ein neues Werk bildet, hat den früheren Ausgaben gegenüber bedeutende Vorzüge, da sie bis auf die neueste Zeit vervollständigt ist, und namentlich die embryologischen Methoden ganz neue Bearbeitung erfahren haben.

Aus dem Nachlasse des Verfassers erwarben wir die (nur noch geringen) Vorräthe des folgenden, wenig bekannt gewordenen Werkes:

O. G. COSTA

Microdoride Mediterranea

o Descrizione de' poco ben conosciuti od affatto ignoti
viventi minuti e microscopici
del Mediterraneo.
Tomo I.
Napoli 1861. 8. XVIII e 80 pag. con 13 tavole.
Preis ℳ 6.—.

Beschreibung und Abbildung neuer Arten von thierischen Microorganismen aus der Tiefseefauna des Mittelmeeres. Nur dieser erste Band ist erschienen, welcher enthält: Molluschi Gasteropodi (Vermetus) con 2 tavole, (Muricidi) con 3 tavole. — Malacostraci: Picnogonidi con 3 tavole. Cirropedi con 1 tavola. — Anellidi erranti con 2 tavole, Anell. sedentari (tubicoli) con 1 tavola. — Foraminiferi (Lingulina, Marginulina, Buccinina) con 3 tavole.

JUL 1 1900

Das Phytoplankton des Golfes von Neapel nebst vergleichenden Ausblicken auf das des atlantischen Oceans.

Von

Bruno Schröder

in Breslau.

Mit Tafel 1.

Vorwort.

Durch die Munificenz des Preußischen Cultusministeriums erhielt ich im Sommer 1898 einen Arbeitsplatz in der Zoologischen Station zu Neapel. Aufgabe meiner Untersuchungen war, festzustellen, was an solchen Mikroorganismen im Golfe von Neapel vorkommt, die, im Meerwasser passiv freischwebend, als pflanzlicher Theil des pelagischen Auftriebes oder des Planktons die Urnahrung im Ocean bilden.

Leider war die Zeit von nur 3 Wochen, die ich mich in der Station aufhielt, zu kurz im Verhältnisse zum Umfange der Materie und gegenüber anderen Forschern, die drei und mehr Monate oder eine Reihe von Jahren dort arbeiteten. Die intensive Gluth der Juli- und Augustsonne Süditaliens, ungewohnte Lebensweise und eine Fülle neuer, verschiedenartigster Eindrücke — alles dies war ebenfalls meinem Unternehmen wenigstens zu Anfang nicht besonders förderlich, wesshalb vorliegende Arbeit keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht.

Bei energischer Ausnutzung der knappen Zeit habe ich immerhin auf 10 Excursionen 60 Planktonproben in allen Theilen des Golfes gefischt, in frischem Zustande einer vorläufigen Durchsicht unterzogen und die bemerkenswerthesten Objecte der Fänge nach dem Leben skizzirt. An diesem reichhaltigen Material wurde es mir möglich, die meisten Angaben früherer Beobachter zu prüfen und ergänzend Neues hinzuzufügen.

Die Aufmerksamkeit und das bereitwillige Entgegenkommen der Zoologischen Station, die meine Bestrebungen wesentlich erleichterten, kann ich nicht genug anerkennen. Verbindlichsten Dank ferner den Herren, die mich bei der Bearbeitung meines Neapeler Materials unterstützten, insbesondere Herrn Professor O. Brefeld, mit dessen Erlaubnis sie in dem ihm unterstellten pflanzenphysiologischen Institute der hiesigen Universität ausgeführt wurde, sowie den Herren Professor P. T. Cleve in Upsala, Dr. F. Filarski in Budapest, Professor H. Eisig, Dr. Lo Bianco und Dr. List in Neapel, E. Lemmermann in Bremen, H. Reichelt in Leipzig und Professor Fr. Schütt in Greifswald, die mir namentlich die sehr zerstreute und schwer erhältliche Litteratur zugänglich machten.

In dankbarer Verehrung sei auch meines verstorbenen Gönners und Lehrers Ferdinand Cohn gedacht, der die Anregung zu vorliegender Arbeit gab.

Breslau, d. 7. September 1899.

1. Verzeichnis der benutzten Litteratur.

Aurivillius, C. W. S., Das Plankton des Baltischen Meeres. in: Bih. Svenska Akad. Handl. Bd. 21 Afd. 4 1896 Nr. 8.

Baddeley, W. H. C., On some Diatomaceæ found in *Noctiluca miliaris*. in: Trans. Micr. Soc. London Vol. 6 1858.

Bergh, R. S., Der Organismus der Cilioflagellaten. in: Morph. Jahrb. 7. Bd. 1882.

Berthold, G., Über die Vertheilung der Algen im Golfe von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher daselbst beobachteten Arten. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 3. Bd. 1882.

Brandt, K., Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoëen) des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 13. Bd. 1885.

Brightwell, T., **1.** Further Observation on the genera *Triceratium* and *Chatoceras*. in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 6 1858.

—— **2.** On the filamentous longhorned Diatomaceæ, with a description of two new species. ibid. Vol. 4 1856.

—— **3.** Remarks on the genus *Rhizosolenia* of Ehrenberg. ibid. Vol. 6. 1858.

Bütschli, O., Protozoen. in: Bronn's Klassen und Ordnungen 1. Band. Leipzig u. Heidelberg 1881.

Castracane degli Antelminelli, A. F., **1.** Contribuzione alla florula delle Diatomee del Mediterraneo ossia esame del contenuto dello stomaco di una *Salpa pinnata*, pescata a Messina. in: Atti Accad. Pontif. Nuovi Lincei Tomo 28 1875.

—— **2.** Distinzione delle Diatomee marine in flora littorale e flora pelagica. ibid. Tomo 32 1879.

Castracane degli Antelminelli, A. F., **3.** Report on the Diatomaceae collected by H. M. S. »Challenger« during the years 1873—76. in: Report Challenger Botany Vol. 2 1886.

Chun, C., Die Beziehungen zwischen dem arktischen und dem artarktischen Plankton. Stuttgart 1897.

Cleve, P. T., **1.** A treatise on the Phytoplankton of the Atlantic and its tributaries and on the periodical changes of the plankton of Skagerak. Upsala 1897.

—— **2.** Examination on Diatoms found on the surface of the Sea of Java. in: Bih. Svenska Akad. Handl. Bd. 1 Afd. 3. 1873 No. 11.

—— **3.** Karaktäristik af Atlantiska Oceanens vatten på grund af dess mikroorganismer. in: Öfv. Svenska Akad. Förh. 54. Årg. 1897 Nr. 3.

—— **4.** On some new and little known Diatoms. in: Svenska Akad. Handl. 1880. Stockholm 1881—82.

—— **5.** Redogörelse för de svenska hydrografiska undersökningarne aren 1893—94. 2. Planktonundersökningar, Cilioflagellater och Diatomacéer. in: Bih. Svenska Akad. Handl. Bd. 20 Afd. 3 1894 Nr. 2.

—— **6.** Idem. Februari 1896. 5. Planktonundersökningar. Vegetabiliskt Plankton. ibid. Bd. 22 Afd. 3 1896 Nr. 5.

—— **7.** Report on the Phyto-Plankton collected on the expedition of H. M. S. »Research«. in: 15. Ann. Rep. Fishery Board Scotland 1897 Part 3.

Cleve, P. T., & A. Grunow, Beiträge zur Kenntnis der arktischen Diatomeen. in: Svenska Akad. Handl. Bd. 17 1880 Nr. 2.

Colombo, A., La Fauna sottomarina del Golfo di Napoli. in: Rivista Maritt. ottobre — dicembre 1887. Roma 1888.

Costa, O. G., Diatomaceae. in: Fauna Regno Napoli 1838.

Daday, E. v., Systematische Übersicht über die Dinoflagellaten des Golfes von Neapel. in: Termész. Füzetek 11. Bd. 1888.

De Toni, J. B., Sylloge algarum hucusque cognitarum. Tomus 2 Patavii 1891.

Engler, A., Über die pelagischen Diatomeen der Ostsee. in: Ber. D. Bot. Ges. 1. Bd. 1883.

Entz, G., A nápolyi öböl csillószörösázalékállatkái. in: Orv. Term. Tud. Értesitö Budapest 1884.

Falkenberg, P., Die Algenflora des Golfes von Neapel. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879.

Fuchs, Th., Über die pelagische Flora und Fauna. in: Verh. Geol. Reichsanst. Wien 4. Februar 1882.

Gomont, M., Monographie des Oscillariées. in: Ann. Sc. N. Bot. (7) Tome 16 1890.

Gourret, P., Sur les Péridiniens du golfe de Marseille. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 1 1883.

Gran, H. H., **1.** Bemerkungen über das Plankton des Arktischen Meeres. in: Ber. D. Bot. Ges. 15. Bd. 1897.

—— **2.** Protophyta: Diatomaceae, Silicoflagellata og Cilioflagellata. in: Norske Nordhavs-Exped. 1876—78 Christiania 1897.

Gruber, A., Die Protozoen des Hafens von Genua. in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 46. Bd. 1882.

Grunow, A., Über einige neue und ungenügend bekannte Arten und Gattungen von Diatomaceen. in: Verh. Z. Bot. Ges. Wien 13. Bd. 1863.

Haeckel, E., Planktonstudien. in: Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd. 1890.

Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. in: 5. Ber. Comm. Wiss. Unters. D. Meere Kiel 1887.

Heurck, H. van, s. Van Heurck.

Klebs, G., Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. in: Bot. Zeit. 42. Jahrg. 1884.

Kützing, Fr., Die kieselschaligen Bacillariaceen oder Diatomeen. Nordhausen 1861.

Lauder, H. S., **1.** On new Diatoms. Family *Chætoceras* — Genus *Bacteriastrum.* in: Trans. Micr. Soc. London (2) Vol. 12 1864.

—— **2.** Remarks on the marine Diatomaceæ found at Honkong with description of new species. ibid.

Lemmermann, E., Planktonalgen. in: Abh. Nat. Ver. Bremen 16. Bd. 1899.

Murray, G., & F. G. Whitting, New Peridiniaceæ from the Atlantic. in: Trans. Linn. Soc. London Bot. (2) Vol. 5 1899 Part 9.

Murray, J., Preliminary Report on some Surface Organisms and their relation to Ocean Deposits. in: Proc. R. Soc. London Vol. 24 1876.

Ostenfeld, C., Lidt tropiskt og subtropiskt Phytoplankton fra Atlanterhavet. in: Vid. Meddels. Nat. Foren. Kjøbenhavn (5) 10. Aarg. 1899.

Peragallo, H., Monographie du genre *Rhizosolenia* et de quelques genres voisins. in: Le Diatomiste No. 8. 9. 1892.

Pouchet, G., **1.** Contribution à l'histoire des Cilioflagellates. in: Journ. Anat. Phys. Paris Tome 19 1883.

—— **2.** Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. ibid. Tome 21 1885.

—— **3.** Troisième contribution à l'histoire des Péridiniens. ibid.

—— **4.** Quatrième contribution à l'histoire des Péridiniens. ibid. Tome 23 1887.

—— **5.** Cinquième contribution à l'histoire des Péridiniens. ibid. Tome 28 1892.

Schmidt, A., Atlas der Diatomaceenkunde. Taf. 1—144. Aschersleben 1898.

Schütt, F., **1.** Analytische Planktonstudien. Kiel u. Leipzig 1892.

—— **2.** Arten von *Chaetoceras* und *Peragallia.* Ein Beitrag zur Hochseeflora. in: Ber. D. Bot. Ges. 13. Bd. 1895.

—— **3.** Das Pflanzenleben der Hochsee. in: Reisebeschreibung der Planktonexpedition. Kiel u. Leipzig 1893. (als Sep. citirt.)

— **4.** Die Peridineen der Planktonexpedition. in: Ergeb. Plankton Exped. Bd. 4 M. a. A. 1895.

—— **5.** Peridinales und Bacillariales. in: Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Lief. 143—145. Leipzig 1896.

Smith, W., A Synopsis of the British Diatomaceæ. London 1853.

Stein, F. v., Der Organismus der Infusionsthiere. 3. Abth. 2. Hälfte. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten. Leipzig 1883.

Van Heurck, H., Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers 1880—84.

Vanhöffen, E., **1.** Das Genus *Ceratium.* in: Z. Anzeiger 19. Bd. 1896.

—— **2.** Peridineen und *Dinobryon.* in: Bibl. Bot. Heft 42 Stuttgart 1897.

Wandel, C. F., & C. Ostenfeld, **1.** Jagttagelser over Overfladevands Temperatur. Saltholdighet og Plankton paa islandske og grönlandske Skibsrouter i 1897. Kjöbenhavn 1898.

—— **2.** Idem 1898. ibid. 1899.

2. Historisches.

Die ersten Mittheilungen über Planktonpflanzen des Mittelmeeres im Allgemeinen sowie über die des Golfes von Neapel im Besonderen sind außerordentlich spärlich. Am frühesten dürften letztere vielleicht bei Costa zu finden sein, der 1838 über die Fauna des Königreichs Neapel schrieb und an dieser Stelle auch Bacillariaceen erwähnt. Ob sich unter ihnen marine und insbesondere pelagische befinden, konnte ich nicht ermitteln, da mir die betreffende Abhandlung trotz mancherlei Bemühungen nicht zugänglich war.

Abgesehen davon beschrieb zuerst Grunow 1863 einige pelagische Bacillariaceen aus der Adria, z. B. *Thalassiothrix Frauenfeldii* und *Chaetoceras lorenzianum* etc. Castracane (1) führt 1875 eine Anzahl Bacillariaceen aus dem Darm von *Salpa pinnata*, die im Golf von Messina gefischt wurde, an, darunter als pelagische Arten von *Actinocyclus*, *Asterolampra*, *Asteromphalus*, *Bacteriastrum*, *Chaetoceras*, *Campylodiscus*, *Coscinodiscus* und *Synedra*. In der Zusammenstellung der Chlorophyceen, Phäophyceen und Rhodophyceen des Golfes von Neapel von Falkenberg wird schon 1879 auf einige Planktonalgen Rücksicht genommen. Nach F. ist nämlich die von Schmitz 1878 im Golf entdeckte Protococcacee *Halosphaera viridis*, deren makroskopisch minutiöse Individuen als »punti verdi« bezeichnet werden, im Winter und Frühjahr gemein, während im Sommer nur vereinzelte Exemplare vorkommen. Die Bacillariaceen, von denen er nach Schmitz einige für den Golf charakteristische vorführt (nur *Biddulphia laevis* und *pulchella*, *Melosira salina* und *Nitzschiella longissima* pelagisch), seien von September bis April am reichlichsten entwickelt, mit Beginn des Sommers ende aber das massenhafte Auftreten der Individuen. Sehr bemerkenswerth ist seine Entdeckung von »*Oscillaria pelagica* nov. spec.?«, die nach ihm (pag. 224) in den »Correnti« schwimmend sehr kleine blassgrüne Flocken bildet. Diese ist unzweifelhaft mit dem später von Gomont beschriebenen *Trichodesmium Thiebaultii* Gom. identisch, das ich ebenfalls im Golf gefunden habe. Falkenberg giebt ausdrücklich an, dass die Zellen seiner *O. p.* »unmittelbar vor ihrer Theilung zwei bis dreimal so lang als der Querdurchmesser sind«, was mit Diagnose und Abbildung von G. sowie meinen Beobachtungen gut übereinstimmt. *Halosphaera* wird auch von Berthold angeführt.

Von den Peridineen des Mittelmeeres verzeichnet Gruber 5 aus dem Hafen von Genua, nämlich pag. 480: *Peridinium* spec., *Ceratium*

tripos O. F. M., *divergens* Ehrbg., *Peridinium divergens* Stein, *Dinophysis* spec. und *Prorocentrum micans* Ehrbg. Eine größere Anzahl von Vertretern dieser Gruppe bildet Stein aus dem Mittelmeere ab, eben so Gourret, der die Peridineen der Bucht von Marseille untersuchte. Darauf wandten 1883—84 Entz und Klebs ihr Interesse denen des Golfes von Neapel zu: während Entz nur 5 Species aufzählt, bringt Klebs ihre Zahl auf 15 und beschreibt ihre Organisation eingehend. Über Peridineen von der französischen Küste schrieb 1885 auch Pouchet.

In seiner ausführlichen Monographie der Sphärozoëen von Neapel macht Brandt 1885 Mittheilungen über manche für das gesammte thierische und pflanzliche Plankton wichtige hydrographische Verhältnisse (pag. 113—136) zur Ergänzung der Angaben von Berthold (pag. 395 ff.). Außerdem macht Brandt auf das Vorkommen von schwärmenden Zooxanthellen, sowie von Bacillariaceen in der Hülle von *Colloxoum* im Auftriebe aufmerksam (pag. 70 u. 141).

Mit dem Jahre 1887 beginnt eine eingehendere Berücksichtigung des Phytoplanktons von Neapel durch die Untersuchungen von Daday und Schütt. Jener hat dort 49 Peridineen beobachtet, darunter die neuen: *Ceratium tripos* var. *spinosa*, *C. platycorne*, *Ceratocharis* [!] *tridentata*, *Dinophysis armata* und *Gymnodinium acuteatum*. Sein *Ceratium fusus* var. *acus* halte ich für identisch mit var. *extensa* Gourret, sein *C. tripos* var. *curricornis* = var. *gibbera* (Gourr.) nob., *C. oriforme* = *C. gravidum* Gourret. Schütt (**1**) stellte quantitative Messungen des Planktons nach Hensenscher Methode im Golfe an (l. c. Tabelle 13—16) und wies schon 1893 in seinem Pflanzenleben der Hochsee auf die Übereinstimmung des Planktons des Mittelmeeres mit dem der Sargassosee und des Floridastromes im Atlantischen Ocean hin. Eine Menge pelagischer, für das Warmwassergebiet meist charakteristischer Bacillariaceen beschrieb Peragallo von der französischen Küste des Mittelmeeres.

Fast alle Forscher über Peridineen des Golfes hatten die Winter- und Frühjahrsmonate hindurch ihren Studien obgelegen. Ich wählte dazu den Juli und August und zog auch die pelagischen Bacillarien etc. in den Kreis meiner Untersuchungen.

3. Herbeischaffung und Präparation des Materials.

Planktonproben aus dem Golfe fand ich Dank der Fürsorge von Dr. Lo Bianco schon am Morgen meines ersten Arbeitstages vor;

theils waren sie früher gesammelt und conservirt worden, theils waren es frische, eben gefischte Proben. Während erstere, weil aus den Herbstmonaten stammend, mir sehr werthvoll waren, enthielten letztere nur ganz minimale Mengen von pflanzlichen Planktonorganismen, da sie mit einem zu weitmaschigen Netze gefangen worden waren. Ich wohnte daher mit meinem kleinen Walterschen Oberflächennetze (von Zwickert in Kiel, Gazenummer 16) persönlich den Excursionen auf dem Meere bei und machte in den nächsten 3 Tagen je eine Fahrt mit einem Ruderboote von der Station aus $1^1/_2$—2 Stunden hinaus in der Richtung auf Cap Campanella, auf Sorrent und auf Castellamare. Gesammelt wurden 14 Proben: 3 Oberflächenproben (indem das Netz in einer Tiefe von $^3/_4$—2 m etwa 20 Minuten hinter dem langsam fahrenden Boote hergezogen wurde) und 11 Proben aus Verticalfängen bei stehendem Boot; letztere gingen bis zu 100 m hinunter. Die genannten 14 Fänge boten schon bei flüchtiger Durchsicht an Peridineen manches Interessante, wiesen aber einen auffälligen Mangel an lebenden Bacillariaceen auf. Alle die typischen Planktonbacillariaceen, die ich um dieselbe Zeit im Vorjahre reichlich in der Adria bei Rovigno gefischt hatte, sowie namentlich die von Peragallo von der französischen Mittelmeerküste beschriebenen, fehlten fast gänzlich und nur wenige waren sehr spärlich als todte Schalen anzutreffen. Zum weitaus größten Theile bestand dieses Plankton aus Copepoden.

Als ich Professor Eisig meine Noth klagte, stellte er mir sofort den kleinen Dampfer der Station »Frank Balfour« (der »Johannes Müller« lag wegen Reparatur im Dock) mit 3 Mann Besatzung zur Verfügung. Obgleich mit diesem Dampfer nur kürzere Fahrten innerhalb des Golfes gemacht werden konnten, so ließen sich doch nach und nach auch die entfernteren Theile des Golfes aufsuchen und eine größere Menge von Tauwerk (bis 250 m) mitnehmen. Es wurden nun in der Regel ein über den anderen Tag Excursionen unternommen, und zwar von 7 Uhr Morgens bis in den Nachmittag (mitunter bis 5 Uhr) hinein. Zur systematischen Untersuchung des Golfes wurde vor jeder solchen Excursion eine Route entworfen, die ich in die »Carta generale del golfo di Napoli« (Colombo) einzeichnete. Sie diente dem Steuermanne zur Richtung. Da ich mit dem Gebrauche von Navigationsinstrumenten nicht vertraut war, so suchte ich mir mit Hilfe der intelligenten, mir von der Station mitgegebenen Marinari, welche die oro-hydrographischen Verhältnisse des Golfes aus langjähriger Erfahrung bewunderungswürdig genau

kennen, so zu helfen, dass ich die auf der Karte einzuzeichnenden Fangpunkte in die Schnittpunkte zweier Diagonalen verlegte, von denen z. B. die eine in der Richtung von Castello d'Ischia nach Castellamare, die andere von Castel dell' Ovo nach Torre Damecuta (auf Capri) ging. Wo wie im äußeren Golfe diese Methode aus Mangel an geeigneten Punkten für den Ausgang der Diagonalen nicht verwendbar war, wurde nach Zeit gefahren und Orientirungslinien mit Hilfe des Compasses benutzt. Selbstverständlich haben die Fangpunkte nicht mathematisch genau nach obigen Methoden festgelegt werden können, immerhin aber dürften sie, so weit es ihrem Zwecke entspricht, einen genügenden Anhalt für die Herkunft der Fangproben geben.

Auf diesen weiteren Excursionen wechselten ebenfalls Oberflächen- und Verticalfänge: letztere wurden in der Mehrzahl unternommen, und zwar bis zu 250 m, erstere in der oben geschilderten Weise. Beiderlei Fänge lieferten nun namentlich in der Bocca grande das gewünschte lebende Material an Bacillariaceen und den schönen Warmwasserformen der Peridineen, die ich auf den Ruderbootfahrten im inneren Golf vergeblich gesucht hatte.

Die nach den Excursionen noch übrige Zeit des Tages, sowie die Tage, wo keine Fahrt unternommen wurde, benutzte ich, um nach dem frischen Materiale (sogleich nach der Ankunft am Lande) entweder Skizzen zu entwerfen oder die Planktonproben zu fixiren. Das Letztere wurde theilweise schon an Bord ausgeführt, eben so das Auswaschen. Auf dem kleinen Dampfer und besonders bei stürmischer See war dies oft eine schwierige und mitunter missrathene Sache. Das Auswaschen geschah nicht durch Decantiren, sondern in dem vom Netze losgeschraubten Filtrationseimer. Fixirt wurde wenige Minuten lang mit Sublimatalcohol (gesättigte Sublimatlösung in 50 % Alcohol; einige Tropfen auf die Probe), mit 2 %igem Formol und mit Jodspiritus, wie ihn Brandt für die Sphärozoëen pag. 8) benutzt hat, auch Flemmingsches Gemisch fand Anwendung. Osmiumsäure wirkte in fast allen Fällen ungünstig schwärzend. Die ausgewaschenen Proben wurden nach einander in Alcohol von 30, 50, 70 und 90 % conservirt und vor der Untersuchung in Breslau sorgfältig mit destillirtem Wasser ausgewaschen; denn nur durch letzteres Verfahren werden die zarten Structuren z. B. der Rhizosolenien, auf die es bei deren Diagnose sehr ankommt, deutlich, ein Moment, das ich der freundlichen Mittheilung des Herrn H. Reichelt in Leipzig verdanke.

4. Allgemeines über das Phytoplankton des Golfes von Neapel.

Eine eingehendere Schilderung der allgemeinen Verhältnisse des Phytoplanktons im Golfe ist vor der Hand nicht möglich, da sie sich nur auf Grund jahrelanger quantitativer Messungen nach Hensenscher Methode stützen kann, und die Angaben von Schütt über die Quantität des Golfplanktons sich bloß auf einige Monate (October bis März) ausdehnen. Ich selber konnte derartige Messungen in den Sommermonaten aus Mangel an Zeit und anderen Gründen leider nicht unternehmen.

Einigermaßen kann man jedoch jetzt schon z. B. aus den Angaben von Falkenberg, von Klebs und von Daday, die namentlich im Winter und Frühjahr ihre Beobachtungen machten, im Gegensatz zu meinen Befunden, die aus den Sommermonaten stammen, einige, wenn auch noch nicht sichere Schlüsse ziehen. Dass Unterschiede in der Zusammensetzung des Phytoplanktons je nach der Jahreszeit selbst im subtropischen Ocean vorkommen, ist gewiss. Nach Falkenberg ist *Halosphaera viridis* im Winter und Frühjahr gemein, im Sommer dagegen nur vereinzelt, was ich für letztere Zeit bestätigen kann. Dasselbe gilt von *Trichodesmium Thiebaultii* Gomont. Das massenhafte Vorkommen von *Chaetoceras* im Herbst (quantitative Angaben s. bei Schütt (**1**) pag. 96) habe ich ebenfalls an Proben aus diesen Monaten constatirt (s. unten pag. 34). *Amphidinium operculatum* Clap. & Lachm. wird von Klebs (pag. 273) als im Frühjahr sehr häufig, besonders am Posilipp verzeichnet. Daday fand es zu dieser Zeit gleichfalls (pag. 99), ich habe es im Sommerplankton vergeblich gesucht, geradeso wie *Citharistes* und *Blepharocysta*, die Daday aus dem Golfe aufführt. *Citharistes* fand auch Schütt laut brieflicher Mittheilung im Winter und Frühjahr im Golfe.

Während im Winterplankton *Oxytoxum* häufiger aufzutreten scheint (Daday giebt 5 Arten an), *Phalacroma* im Winter aber nach Daday nur durch *operculatum* Stein und *porodictum* Stein repräsentirt wird, fand ich im Sommer spärlich 6 Arten von *Oxytoxum*, dagegen ziemlich oft 9 von *Phalacroma*. Von *Dinophysis* erwähnt Daday 5 Arten im Winterplankton, ich fand im Sommer in meinem reichhaltigen Materiale nur 9 stärker vertreten. Diese Fälle mögen genügen, um darzuthun, daß sich auch eine gewisse Periodicität der Planktonpflanzen im Golfe wird feststellen lassen, wenn, wie gesagt, andauernde quantitative Messungen gemacht werden.

Die Quantität des Phytoplanktons im Golfe war während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station minimal[1], so weit sich dies durch relative Schätzung ermitteln lässt. Dagegen war die Zusammensetzung desselben aus verschiedenen Species ziemlich complicirt. Mitunter fischte ich Proben von großer Reichhaltigkeit an Peridineen und Bacillariaceen, von denen oft insgesammt 50—60 Species in einer Probe vorkamen, während ihre Zahl selten unter 20 blieb.

Nach diesen Proben kann man den Golf in zwei Gebiete eintheilen, in den inneren und den äußeren. Beide Theile sind natürlich nicht scharf von einander geschieden. Das Übergangsgebiet liegt etwa in einer Fläche vom Cap Miseno nach Castellamare zu. Nach anhaltendem Scirocco verwischen sich die Grenzen des äußeren und inneren Golfes fast gänzlich: dann sind z. B. am Posilipp auch viele Planktonformen zu finden, die sonst nur im Außengolf vorkommen. Wahrscheinlich gehen sie später zu Grunde.

Der innere Golf, der größtentheils eine geringe Tiefe hat, und in den die Abwässer einer Halbmillionenstadt wie Neapel, ferner die von Portici, Resina, Torre del Greco etc. münden, ist in der Zusammensetzung seines Planktons nach meinen Fängen gänzlich verschieden von dem äußeren Golfe, dessen Tiefe im Durchschnitt 350 m beträgt, und der vornehmlich durch die Bocca grande zwischen Capri und Ischia mit der offenen See in weiter Verbindung steht. Im inneren Golfe waren während meiner Anwesenheit in den oberflächlichen Schichten die Copepoden zahlreich, so dass die Peridineen und Bacillariaceen ganz hinter ihnen zurücktraten. Von ersteren bemerkte ich hauptsächlich *Exuviella marina* Cienk., *Prorocentrum micans* Ehrbg., *Peridinium Michaelis* Ehrbg., *divergens* Ehrbg., *globulus* Stein var. *quarnerensis* nob., *Podolampas bipes* Stein, *palmipes* Stein, *Diplosalis lenticula* Bergh, *Pyrophacus horologium* Stein, *Ceratium tripos* Ehrbg. mit den Varietäten *gracilis* Gourret, *gibbera* Gourret, *arcuata* Gourret, *macroceras* Ehrbg. mit forma *inaequalis* (Gourr. nob. und forma *undulata* nob., ferner *Ceratium furca* (Ehrbg.) Duj., *fusus* (Ehrbg.) Duj. var. *minor* nob. und var. *extensa* Gourr., *Goniodoma acuminatum* Ehrbg. mit der var. *armata* Schütt, *Gony-*

[1] Auch Schütt giebt (1 pag. 83) an, dass »die Planktonmassen im Golf von Neapel keineswegs immer so unermesslich sind, wie bisweilen angenommen zu werden scheint«. Volumen des Gesammt-Mikro- und Meso-Planktons einer Wassersäule von 0,1 qm Querschnitt und 200 m Höhe am 23. October 1888 gleich 2,8 ccm.

audax polyedra Stein, *polygramma* Stein, *Dinophysis homunculus* Stein, *Phalacroma operculatum* Stein, *doryphorum* Stein, *porodictum* Stein und *Amphisolenia bidentata* nob. — Von Bacillariaceen waren nur wenige lebend anzutreffen, vornehmlich *Chaetoceras debile* Cleve und *tetrastichon* Cleve, sowie *Hemiaulus Hauckii* Grun., *Guinardia flaccida* (Castr.) Perag., weniger häufig *Rhizosolenia calcar avis* Schulze, *alata* Btw., *gracillima* Cleve und *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs. — Das große Überwiegen der Masse gewisser Copepoden über die sämmtlichen anderen Planktonorganismen lässt sich vielleicht theilweise dadurch erklären, dass neben anderen günstigen Lebensmomenten, die sich bisher unserer Kenntnis entziehen, das Wasser des inneren Golfes relativ mehr erwärmt wird, als das des äußeren, und mehr stickstoffhaltige Substanzen enthält, die ihm durch die Abwässer der Städte und das Hafengebiet in reichem Maße zugeführt werden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Städte und das Hafengebiet einen merklichen Einfluss auf die Vegetation des inneren Golfes haben: Falkenberg und Berthold weisen ihn für die littoralen und benthonischen Meeresalgen nach, auch für thierische Organismen, z. B. die Radiolarien, hat Brandt ihn constatirt.

Im äußeren Golfe treten in meinem Materiale die Copepoden bedeutend an Menge zurück, dagegen fanden sich Sagitten häufiger, auch Radiolarien mit feinstem Gitterwerk. Die Bacillarien waren besonders in den tieferen Schichten reicher an Individuen und Arten als die Peridineen. Charakteristisch für den Außengolf sind von ersteren die großen und breiten Rhizosolenien, z. B. *R. Castracanei* Perag., *formosa* Perag., *robusta* Norm. und *Temperei* Perag., die in kräftig vegetirenden und oft in Theilung befindlichen Individuen häufig anzutreffen waren, eben so wie *Gossleriella radiata* Schütt, *Planktoniella sol* (Wallich) Schütt, *Asterolampra marylandica* Grev., *rotula* Grev., verschiedene *Coscinodiscus* (deren Bestimmung mir in vielen Fällen nicht genau gelang, und die ich desshalb in mein Verzeichnis nicht aufgenommen habe), *Lauderia delicatula* Perag., *Dactyliosolen mediterraneus* Perag. und *Bergonii* Perag., *Chaetoceras subcompressum* nob., *diversum* Cleve var. *mediterranea* nob., *furca* Cleve, *neapolitanum* nob., *Cerataulina Bergonii* Perag. forma *elongata* nob., *Asterionella notata* Grun. und *Nitzschia fraudulenta* Cleve. Bei den Peridineen tritt der Hang zu luxurirenden Formen stärker im Außengolf hervor. In den Proben aus diesem Gebiete, namentlich aus der Bocca grande, machten sich dadurch besonders *Ceratium tripos* Ehrbg. var. *macroceras* Ehrbg. forma *longissima* nob., forma

clavicaps nob. und forma *palmata* nob. bemerkbar. Forma *undulata* nob. kam eben so wie *C. candelabrum* Stein in Ketten vor. Zwillingsbildungen zeigten *Dinophysis homunculus* Stein und *Histoneis magnifica* Stein) Murr. & Whitt. *Ceratium fusus* Duj. var. *extensa* Gourr. war häufig in sehr langen, dünnen Nadeln. Die Pyrocysteen, z. B. *P. noctiluca* Murray, *lunula* Schütt und *lanceolata* nob. wurden fast ausschließlich im äußeren Golf constatirt, eben so *Ceratium gravidum* Gourr. und *Steiniella fragilis* Schütt, sowie die häufigere *mitra* Schütt. Auch *Trichodesmium Thiebaultii* Gomont beschränkt sein Vorkommen, meinen allerdings spärlichen Funden nach, auf das genannte Gebiet.

Um über die verticale Vertheilung der Planktonpflanzen im Golfe Ermittelungen anstellen zu können, sind Stufenfänge mit einem Schließnetz erforderlich. Ein solches war mir in der Station damals nicht zugänglich. Aus meinen Verticalfängen glaube ich mich jedoch jetzt schon zu der Behauptung berechtigt, dass das Hauptverbreitungsgebiet der Bacillariaceen im Sommer nicht in den oberflächlichen Schichten des Meerwassers im Golf aufzusuchen ist, was seinen Grund weniger in der starken Beleuchtung als in der Erwärmung desselben haben dürfte.

---

5. Specielles systematisches Verzeichnis aller bisher im Golfe von Neapel aufgefundenen Componenten des Phytoplanktons; kritische Bemerkungen über sie und Beschreibung neuer Formen.

Um einen Überblick über das gesammte Phytoplankton des Golfes nach unserer bisherigen und jetzigen Kenntnis zu geben, nehme ich in nachfolgendes Verzeichnis alle von Schmitz, Falkenberg, Entz, Klebs, Daday und mir gefundenen Formen auf und bezeichne die Finder mit den Anfangsbuchstaben ihrer Namen (Schm., F., E., K., D., Schr.), so weit dies die Chlorophyceen, Peridineen und Cyanophyceen betrifft. Die Bacillariaceenfunde stammen nur von mir. In der systematischen Anordnung der Gattungen schließe ich mich an Schütt's Bearbeitung der Peridinales und Bacillariales (5) an, in der Aufeinanderfolge der Species der Bacillariales an De Toni's Sylloge algarum, so weit sie dort aufgeführt sind. Von Litteraturangaben habe ich nur die nothwendigsten citirt und namentlich die neueste Litteratur berücksichtigt.

CHLOROPHYCEAE.

Protococcales.

Halosphaera Schmitz.

H. viridis Schmitz (Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. p. 67 Taf. 3). Diese Alge fand ich gleich Falkenberg und Berthold in allen Theilen des Golfes, jedoch nur sehr vereinzelt; nach Schmitz und Falkenberg ist sie im Winter und Frühjahr häufig. (Schm., F., Berthold, Schr.)

PHAEOPHYCEAE.

Peridinales.

Gymnodiniaceae.

Pyrocystis Murray.

P. noctiluca Murray. Abb. b. Schütt (3) p. 38 Fig. 28. (Schr.)

P. lunula Schütt. Abb. b. Schütt (4) Taf. 25 Fig. 80. (Schr.)

P. lanceolata nov. spec. Fand sich im Außengolf mehrfach und in verschiedenen Stadien. Die spindelförmige, an den Enden plötzlich zugespitzte Zelle war ungefähr 10mal so lang wie breit (540 auf 54 μ). Taf. 1 Fig. 11 stellt das begonnene »gymnodiniumähnliche Stadium« dar. Das Plasma der Zelle hat sich von den Enden nach der Mitte zu einem ellipsoidischen Körper zusammengezogen, der kleine Vacuolen, Körnchen und Tröpfchen enthält. Die Zellhaut ist noch glasartig straff. (Schr.)

Amphidinium Clap. & Lachm.

A. aculeatum Daday p. 104 Taf. 3 Fig. 10. (D.)

A. operculatum Clap. & Lachm. Stein Taf. 17 Fig. 7—20. (E., K., D.)

Gymnodinium Stein.

G. teredo Pouchet (2) p. 67 Taf. 4 Fig. 29. (Schr.)

G. Pouchetii Lemmerm. p. 358. — Pouchet (2) p. 59 Taf. 3 Fig. 14—26. (Schr.)

G. punctatum Pouchet var. *grammatica* Pouchet (4) p. 107 Taf. 10 Fig. 8, 9. (Schr.)

Spirodinium Schütt.

S. spirale (Bergh) Schütt. = *Gymnodinium spirale* Bergh. Schütt (4) Taf. 22 Fig. 70. (K.)

Var. *obtusa* Schütt (Schr.).

Var. *acuta* Schütt (4) Taf. 21 Fig. 66. (Schr.).

Pouchetia Schütt.

P. rosea (Pouchet Schütt (**4**) Taf. 26 Fig. 92. (Schr.)

Prorocentraceae.

Exuviella Cienk.

E. marina Cienk. Schütt (**5**) p. 8 Fig. 11. (Schr.)

E. laevis (Stein) nob. Stein Taf. 1 Fig. 27—33. (E.)

Prorocentrum Ehrbg.

P. micans Ehrbg. Stein Taf. 1 Fig. 1—13. (D., Schr.)

P. scutellum nov. spec. Taf. 1 Fig. 12. Zelle schief herzförmig, am ventralen Körperende flach vertieft, mit oder ohne zähnchenartiges Anhängsel, am dorsalen Ende schwach aber deutlich zugespitzt, 1—1 1/3 mal so lang wie breit 45 zu 37—42 μ, Panzer porös mit zerstreuten, runden, größeren Poren. (Schr.)

P. dentatum Stein Taf. 1 Fig. 14, 15. (Schr.)

Peridiniaceae.

Glenodinieae.

Glenodinium Ehrbg.

G. obliquum Pouchet (**4**) Taf. 20/21 Fig. 37. (K.)

G. foliaceum Stein Taf. 3 Fig. 22—26. (D.)

G. trochoideum Stein Taf. 3 Fig. 27—29. (K.)

G. sphaera Pouchet (**4**) p. 442. (Schr.)

Ceratieae.

Ceratiinae.

Heterocapsa Stein.

H. triquetra Stein. Schütt (**5**) p. 18 Fig. 24. (Schr.)

Pyrophacus Stein.

P. horologium Stein Taf. 24. (Schr.)

Steiniella Schütt.

S. fragilis Schütt (**4**) Taf. 6 Fig. 26. (Schr.: nur einmal 2 Exemplare im Außengolf.)

S. mitra Schütt (**1**) Taf. 7 Fig. 27. (Schr.: mehrfach in der Bocca grande.)

Protoceratium Bergh.

P. reticulatum Clap. & Lachm. Schütt (**5**) p. 19 Fig. 27. (D., Schr.)

Ceratium Schrank.

C. tripos Nitzsch. Diese häufigste marine Peridinee, die außerdem zu gewissen Zeiten in den kälteren Theilen des atlantischen Oceans in bedeutenden Massen vorkommt, bildet gern Varietäten, namentlich in den subtropischen und tropischen Theilen des Oceans, wie Schütt (3 p. 26ff., Fig. 20—23, angiebt. Außer Schütt haben Bergh, Gourret, Daday, Cleve (1, 7) und Vanhöffen Mittheilungen über die Variation gemacht. Gourret, Daday und Schütt beschrieben solche aus dem Warmwassergebiete, Bergh, Cleve (7) und Vanhöffen aus der kalten Zone. Schütt ordnete die »Formen« von *C. tripos* in 11 Typen. Ich will versuchen, sie nach einer in der bisherigen Systematik üblichen Weise einzuordnen, und gehe bei der Aufzählung der »Formen« des Golfes von *C. tripos* Ehrbg., bei Cleve (7) p. 301 von der schwedischen Küste, syn. mit var. *baltica* Schütt aus, indem ich diese »Form« mit Cleve als Typus ansehe (s. meine Taf. 1 Fig. 17 *a*). Der Typus ist im Golf während des Sommers nur sehr vereinzelt anzutreffen.

Var. *gracilis* Gourret Taf. 1 Fig. 1 (meine Taf. 1 Fig. 17 *b—e*). (Schr.)

Var. *limulus* Pouchet = *C. limulus* Gourr. Taf. 1 Fig. 7. Schütt (3) p. 30 Fig. 22, VI. (Schr.)

Var. *platycornis* (Daday) Lemmerm. Daday p. 101 Taf. 3 Fig. 1, 2 = var. *aurita* Cleve (1) Taf. 2 Fig. 29. — Schütt (3) p. 31 Fig. 23, IX, *a*, *b*. (D., Schr.)

Var. *gibbera* (Gourr.) nov. var. = *C. gibberum* Gourret Taf. 2 Fig. 33—35 und *C. curvicorne* Daday p. 100 Taf. 3 Fig. 4, 8, 12, 14, 17. — Schütt (3) p. 30 Fig. 22, VII, *a*, *b*. (D., Schr.)

Var. *arcuata* Gourr. Taf. 2 Fig. 42. (Schr.)

Var. *macroceras* Ehrbg. Abb. bei Stein Taf. 16 Fig. 9 und noch typischer bei Gourret Taf. 2 Fig. 41. (D., Schr.) Hierher rechne ich folgende von mir im Golfe beobachtete Formen:

a. Forma *scotica* Schütt (3) p. 28 Fig. 20, IV, *c*. (Schr.)

b. Forma *massiliensis* (Gourr.) nov. forma = *C. tripos* var. *massiliensis* Gourr. Taf. 1 Fig. 2. (Schr.)

c. Forma *inaequalis* (Gourr.) nov. forma = *C. tripos* var. *inaequalis* Gourr. Taf. 1 Fig. 3 und *C. hexacanthum* Gourr. Taf. 3 Fig. 49. (Schr.)

d. Forma *inflexa* (Gourr.) nov. forma = *C. tripos* var. *inflexa* Gourr. Taf. 3 Fig. 44. — Siehe meine Taf. 1 Fig. 17 *h*. (Schr.)

e. Forma *longissima* nov. forma. Abb. bei Schütt (3) p. 29 Fig. 21, VI *a* und meine Taf. 1 Fig. 17 *i* in etwas abweichender Form. Alle drei Hörner außerordentlich verlängert mehr als 10mal so lang wie die Zelle), gerade oder unregelmäßig wellig gebogen und dadurch mit der folgenden Form verwandt, aber die Seitenhörner wenig divergirend und eng bei einander. (Schr.)

f. Forma *undulata* nov. forma. Abb. bei Schütt (3) p. 29 Fig. 21, V *b*, *c* und meine Taf. 1 Fig. 17 *k*, *l*, *m*. Hörner lang, das Mittelhorn meist nur einfach leicht geknickt gebogen, die Seitenhörner divergirend, meist unregelmäßig wellig, oft an den Enden mit einer Biegung nach innen. Mitunter sind die Individuen zu Ketten vereinigt (Taf. 1 Fig. 17 *m*). (Schr.)

g. Forma *contraria* (Gourr.) nov. forma = *C. tripos* var. *contraria* Gourr. Taf. 3 Fig. 51. (Schr.)

h. Forma *clavieeps* nov. forma (Taf. 1 Fig. 17 *n*). Seitenhörner weit divergirend, an den Enden stumpf oder spitz, keulenartig angeschwollen. (Schr.)

i. Forma *palmata* nov. forma. Ein Seitenarm über den Mittelarm seitlich hinüberkreuzend. Enden der Seitenarme von einer handflächenartigen Spreite fächerförmig zertheilt. Abb. bei Schütt (3) p. 31 Fig. 23, VIII. Hier haben die Exemplare noch keine Spreite, und die fächerförmigen Enden noch secundäre Verzweigungen, aber nur wenige primäre. Meine Taf. 1 Fig. 17 *o* zeigt ein Exemplar mit 6+7 Endverzweigungen, Fig. 17 *p* eins mit 10+12 Endverzweigungen. Beide stammen aus der Bocca grande, kamen aber nicht allzu häufig vor. Lemmermann bezeichnet diese Form als var. *digitata* Lemmermann. Da die palmettenähnlichen Verzweigungen meiner Formen länger sind als die bei Schütt, dem vielleicht ein beschädigtes Exemplar zur Zeichnung vorlag, so möchte ich lieber obigen Namen vorziehen.

C. candelabrum Stein Taf. 15 Fig. 15, 16. (D., Schr.) Auch Ketten bildend angetroffen. Hierzu rechne ich auch *C. dilatatum* Gourr. var. *parva* Gourr. Taf. 1 Fig. 63, ferner *C. globatum*

Gourr. (wohl nur ein etwas auf der Seite liegendes Exemplar von *candelabrum*) Taf. 4 Fig. 67, und *C. dilatatum* Gourret Taf. 4 Fig. 68.

C. furca (Ehrbg.) Duj. Stein Taf. 15 Fig. 7—14. (K., D., Schr.) Die Gourretschen Varietäten *singularis* und *tertia*, sowie *media*, Taf. 4 Fig. 60—62, weichen so wenig vom Typus ab, dass ihre Existenz als Varietäten sehr fraglich erscheint.

Var. *baltica* Moeb. Schütt (4) Taf. 9 Fig. 36. = *C. pentagonum* Gourr. Taf. 4 Fig. 58, 59. (D., Schr.)

C. fusus (Ehrbg.) Duj. Stein Taf. 15 Fig. 1—6. (E.)

Var. *inaequalis* nov. var. Abb. bei Schütt (4) Taf. 9 Fig. 35 1. Vorderes Horn stark gekrümmt, hinteres gerade. (Schr.)

Var. *concava* Gourret Taf. 4 Fig. 64; Daday Taf. 3 Fig. 5. (D., Schr.)

Var. *extensa* Gourr. Schütt (4) p. 33 Fig. 24, weniger typisch bei Gourret Taf. 4 Fig. 56. Vielleicht gehört auch *C. fusus* var. *acus* Daday p. 100 Taf. 3 Fig. 15 hierher. Diese außerordentlich lange, dünne (z. B. 1080 auf 18 μ) Varietät war hauptsächlich im Außengolf in der Bocca grande anzutreffen. (D., Schr.)

C. gravidum Gourr. Schütt (4) Taf. 11 Fig. 41. Wurde von Gourret Taf. 1 Fig. 13, 15 zuerst abgebildet und von Daday, der diese Abbildung wohl übersehen hat, als *C. oriforme* neu beschrieben (p. 102 Taf. 3 Fig. 7, 9). Gourret zeichnet außer den beiden nahezu in einer Ebene liegenden Stacheln ventral noch einen von hinten schräg nach außen gehenden. Schütt giebt ihn nicht an, auch ich habe ihn an den Exemplaren, die ich im Golfe vereinzelt fand, nicht gesehen. Verwandte Formen zeichnet Schütt (3) p. 31 Fig. 23, X, *a*, *b*. (D., Schr.)

Gonyaulax Diesing.

G. polyedra Stein Taf. 4 Fig. 7—9. (D., Schr.)

G. polygramma Stein Taf. 4 Fig. 15—19. (D., Schr.)

G. spinifera Stein Taf. 4 Fig. 10—14. (D.)

G. Jolliffei Murr. & Whitt. p. 324 Taf. 28 Fig. 1 *a*, *b*. (Schr.)

Goniodoma Stein.

G. acuminatum Ehrbg. Stein Taf. 7 Fig. 1—16. (K., D., Schr.) — Var. *armata* Schütt (4) Taf. 9 Fig. 32. (Schr.)

G. sphaericum Murr. & Whitt. p. 325 Taf. 27 Fig. 3. (Schr.)

Diplosalis Bergh.

D. lenticula Bergh. Stein Taf. 8 Fig. 12—14; bei Daday p. 98 u. 99 als *Dinophysis* (?) *lenticula* Bergh. (K., D., Schr.)
D. saccularis Murr. & Whitt. p. 325 Taf. 28 Fig. 5. (Schr.)

Peridinium Ehrbg.

P. globulus Stein var. *quarnerensis* nov. var. Stein Taf. 9 Fig. 8. (D., Schr.)
P. divergens Ehrbg. Stein Taf. 10 Fig. 1—9. (K., D., Schr.)
P. Michaelis Ehrbg. Stein Taf. 9 Fig. 9—14. (K., D., Schr.)
P. pedunculatum Schütt (4) Taf. 14 Fig. 47. (Schr.)
P. pellucidum Bergh. Schütt (4) Taf. 14 Fig. 45. (Schr.)
P. tristylum Stein Taf. 9 Fig. 15—17. (Schr.)
Var. *ovata* nov. var. (Meine Taf. 1 Fig. 13.) Zelle breit eiförmig, mit breiten Zwischenbändern. (Schr.)

Podolampinae.

Podolampas Stein.

P. bipes Stein. Schütt (4) Taf. 19 Fig. 56. (D., Schr.)
P. palmipes Stein Taf. 8 Fig. 9—11. (D., Schr.)

Blepharocysta Ehrbg.

B. splendor maris Ehrbg. Schütt (4) Taf. 20 Fig. 61. (D.)

Oxytoxinae.

Oxytoxum Stein.

O. scolopax Stein Taf. 5 Fig. 1—3. (D., Schr.)
O. sphaeroideum Stein Taf. 5 Fig. 8—13. (D., Schr.)
O. constrictum (Stein) Schütt. Stein Taf. 5 Fig. 15—18, als *Pyrgidium constrictum*. (D.)
O. sceptrum (Stein) nob. Stein Taf. 5 Fig. 19—21, als *Pyrgidium sceptrum*. (D.)
O. tesselatum (Stein Schütt. Stein Taf. 6 Fig. 2, 3. (Schr.)
O. Milneri Murr. & Whitt. p. 328 Taf. 27 Fig. 6. (Meine Taf. 1 Fig. 14.) Zelle spindelförmig, vordere Hälfte ein weit vorgezogener spitzer Kegel, hintere Hälfte ein größerer, etwas

bauchiger Kegel, dem gegen das Ende hin ein kleinerer spitzer Kegel aufgesetzt ist. Vorderer Pol mit scharfer, hinterer mit mehr stumpfer Spitze. Querfurche breit, Längsfurche kurz. Panzer mit Poren zwischen den Leisten. Chromatophoren rundlich, an der Oberfläche. Kern rund, granulirt, links nach der Querfurche zu oder zum Theil bis darunter. Unterscheidet sich von *O. tesselatum* (Stein) Schütt auf den ersten Blick durch die lang vorgezogene vordere Hälfte und die nach hinten zu charakteristisch eingeschnürte Hinterhälfte. (Schr.)

Ceratocoryinae.

Ceratocorys Stein.

C. horrida Stein Taf. 6 Fig. 4—11. (D., Schr.)
C. tridentata Daday p. 103 Taf. 3 Fig. 3. (D.)

Dinophyseae.

Phalacroma Stein.

P. Jourdani (Gourret) Schütt = *Dinophysis Jourdani* Gourr. Taf. 3 Fig. 55; Schütt (4) Taf. 4 Fig. 20. (K., Schr.)
P. Rudgei Murr. & Whitt. p. 331 Taf. 31 Fig. 6 *a*, *b*. (Schr.)
P. doryphorum Stein Taf. 19 Fig. 1—4; Schütt (4) Taf. 4 Fig. 19. (Schr.)
P. porodictum Stein Taf. 18 Fig. 11—14; Schütt (4) Taf. 2 Fig. 13. (Schr.)
P. operculatum Stein Taf. 18 Fig. 7—10; Schütt (4) Taf. 2 Fig. 10. (D.)
P. rapa Stein Taf. 19 Fig. 5—8. (Schr.)
P. vastum Schütt (4) Taf. 3 Fig. 16. (Schr.)
P. cuneus Schütt (4) Taf. 3 Fig. 14. (Schr.)
P. globulus Schütt (4) Taf. 2 Fig. 12. (Schr.)

Dinophysis Ehrbg.

D. rotundata Stein Taf. 20 Fig. 1, 2. (K., D., Schr.)
D. sphaerica Stein Taf. 20 Fig. 3—9. (D.)
D. homunculus Stein Taf. 21 Fig. 1, 2, 6, 7. Hierzu gehört *D. Allieri* Gourr. Taf. 3 Fig. 54. In wie weit auch *D. inaequalis* Gourr. Taf. 1 Fig. 21 hierher zu rechnen ist, muss dahingestellt

bleiben. Ich beobachtete im Golfe Formen von *D. homunculus*, wie sie Stein Fig. 3 u. 4 abbildet, mit nur 1 stumpfen Stachel am hinteren Ende oder deren 2. Zwillingszellen dieser Species s. Schütt (4) Taf. 2 Fig. 8, 4) waren im Golf häufig. (D., Schr.)

D. saccatus Stein Taf. 20 Fig. 10—12. (Nur 2 Exemplare. Schr.

D. acuta Stein Taf. 20 Fig. 13—21. (D.)

D. armata Daday p. 103 Taf. 3 Fig. 6. (D.)

Amphisolenia Stein.

A. bidentata nov. spec. Meine Taf. 1 Fig. 16 *a—c*. Zelle sehr lang, 40—50mal so lang wie die größte Breite der hinteren Hälfte. Das hintere Ende einfach und unverzweigt, in der Seitenansicht daran dorsalwärts ein gekrümmter Stachel oberhalb einer schwach eingeschnürten, gegen das Ende hin kopfigen Verdickung nebst einem spitzen Endstachel. Hinteres Ende mit punktartigen Poren, in der Vorderansicht wenig flossenartig verbreitert mit nur 2 Stacheln an den Ecken. Chromatophoren nicht beobachtet. Zellhaut bräunlichgrau.

Die neue Species steht durch ihre sehr schmale lange Gestalt der *A. palmata* Stein Taf. 21 Fig. 11—15, die an dem breitflossenartigen Hinterende 3 Endstacheln trägt, am nächsten. Das Hinterende von *A. bidentata* gleicht in mancher Beziehung dem von *A. bifurcata* Murr. & Whitt. p. 331 Taf. 31 Fig. 1 *d* und *e*, doch trägt auch diese Species hinten 3 terminale und 1 seitlichen Stachel, während *A. inflata* Murr. & Whitt. p. 332 Taf. 31 Fig. 2 *a*, *b*, deren Körper aber kurz und bauchig ist, gleich meiner neuen Art nur 2 Endstacheln hat. *A. Schauinslandii* Lemmerm. p. 350 Taf. 1 Fig. 18 u. 19 hat keinen seitlichen Stachel am Hinterende, dagegen 4 kreuzförmig angeordnete terminale Stacheln. (Schr.: im inneren Golfe mehrfach.)

Die Amphisolenien lassen sich gut in 2 Gruppen eintheilen: A. Simplices. Hinteres Ende unverzweigt, kugelig oder mit 2—4 Stacheln: *globifera*, *inflata*, *bidentata* n. sp., *palmata*, *Schauinslandii*; B. Incisae. Hinteres Ende getheilt, doppelt oder dreifach gegabelt: *bifurcata*, *tripos* und *thrinax*.

Histoneis Stein.

H. magnifica (Stein) Murr. & Whitt. p. 332 Taf. 32 Fig. 2; Stein Taf. 23 Fig. 1—6. (D., Schr.) Mehrere Male sah ich

Exemplare im letzten Theilungsstadium oder Zwillingszellen (Taf. 1 Fig. 15). Schütt giebt 4 Taf. 2 Fig. 8, 1) solche für *Dinophysis homunculus* Stein an. Zwischen den von rundlichen oder länglichen Areolen durchbrochenen Sagittalnähten der beiden Zwillingszellen von *H. magnifica* ist ein ähnliches Mittelstück eingeschaltet. Übrigens zeigen die beiden Zwillingszellen in der Structur der sagittalen accessorischen Flügelleisten eine verschiedene Ausbildung, indem die Radialrippen der Flügelleiste der linken Zelle weit stärker anastomosiren als die der rechten.

H. crateriformis Stein Taf. 22 Fig. 5, 6. (D.)

H. remora Stein Taf. 22 Fig. 11. (Schr.)

Citharistes Stein.

C. spec. Nach brieflicher Mittheilung von Schütt sollen Vertreter dieser Gattung im Golf von Neapel vorkommen; ich habe in meinem Sommermateriale keine gefunden.

Silicoflagellatae.

Dictyochidae.

Dictyocha Ehrbg.

D. speculum Ehrbg. Kützing p. 140 Taf. 22 Fig. 22. Synonyme siehe bei Lemmermann p. 375.

D. fibula Ehrbg. Kützing p. 140 Taf. 21 Fig. 23.

Bacillariales.

Centricae.

Discoideae.

Melosira Ag.

M. Borreri Grev. Smith p. 56 Taf. 50 Fig. 330. (Nur vereinzelt im inneren Golf in ganz kurzen Ketten.)

Coscinodiscus Ehrbg.

C. excentricus Ehrbg. Smith Taf. 3 Fig. 10. Schmidt Taf. 58 Fig. 46—49.

C. granulosus Grun. Cleve & Grunow p. 113 Taf. 7 Fig. 130. Van Heurck Taf. 94 Fig. 28.

C. oculus iridis Ehrbg. Schmidt Taf. 63 Fig. 6, 7.

C. fimbriatus Ehrbg. Schmidt Taf. 60 Fig. 11.

Planktoniella Schütt.

P. sol (Wallich) Schütt (**5**) p. 22 Fig. 11. Diese von Schütt im Floridastrome aufgefundene Species kommt auch lebend mehrfach im Golfe (bei Pozzuoli und in der Bocca grande etc., in letzterer häufiger) vor. Der als Schwebeapparat dienende extracelluläre Mantel war stets anders gezeichnet als Schütt angiebt. Die radialen Strahlen des Mantels waren (bei fixirtem Materiale) distal nicht so wellig gebogen, wie in Schütt's Zeichnung, sondern entweder gerade oder unregelmäßig, aber einfach gekrümmt[1]. Bei einigen Exemplaren waren an Stelle der Radialstrahlen breitere Streifen, so dass der Mantel das Aussehen etwa von Säulen erhielt, die oben durch romanische Rundbogen mit einander verbunden waren. Ob diese Ausbildung des Mantels mit dessen Entwicklung zusammenhängt, muss unentschieden bleiben.

Asterolampra Ehrbg.

A. marylandica Grev. var. *ausonia* Castracane (**1**) p. 31 Taf. 5 Fig. 4 *a*. Im Sommer eine der häufigsten Planktonalgen im Golf.

A. rotula Grev. Castracane (**1**) p. 31 Taf. 5 Fig. 3 *a*.

A. Grevillei Wallich var. *adriatica* Grun. Van Heurck Taf. 127 Fig. 12.

Asteromphalus Ehrbg.

A. Ralfsianus (Norm.) Grun. Schmidt Taf. 38 Fig. 9. S. auch meine Taf. 1 Fig. 7. — Soll nach Grunow mit *A. Brookei* Ehrbg. identisch sein, was Schmidt bezweifelt; meiner Ansicht nach sind beide verschieden (kleine Achse 30,6 μ, große 32,3 μ).

A. robustus Castracane (**1**) p. 31 Taf. 5 Fig. 5. (Nur 1 mal.)

[1] Siehe auch Schmidt Taf. 58 Fig. 41, 42, 45.

Gossleriella Schütt.

G. radiata Schütt. Meine Taf. 1 Fig. 10. Größer als *G. tropica* Schütt p. 20 Fig. 7, bildet nicht nur nach außen einen Kranz schmaler Hörnchen, auf denen stärkere und zwischen denen 2—6 feinere radiäre Strahlenstacheln sitzen, sondern dasselbe Moment wiederholt sich in gleicher Weise auf der Schalenmembran, wobei in der Mitte jedoch ein rundlicher, fast glatter Raum frei bleibt.

Aulacodiscus Ehrbg.

A. Petersii Ehrbg. Schütt (**5**) p. 77 Fig. 116 *A*, *B*. (Sehr vereinzelt.)

Actinocyclus Ehrbg.

A. subtilis (Greg.) Ralfs. Van Heurck Taf. 124 Fig. 7.

Solenoideae.

Lauderia Cleve.

L. delicatula Peragallo Taf. 1 Fig. 13. Sie wurde von Peragallo bei Villefranche entdeckt. Cleve fand sie im warmen Theile des atlantischen Oceans und giebt (**1**) eine Abbildung mit Zeichnung der Schalenstructur des Mantels. Namentlich draußen vor Sorrent fand ich lebende Exemplare einer *L.*, die ich zu *delicatula* rechnen möchte. Die Zellen sind zu geraden Ketten vereinigt, cylindrisch (Länge 85—102 μ, Breite 22—28 μ). Bei hoher Einstellung (s. meine Fig. 9*a*) sind sie an den Enden flach abgerundet[1] und, wie auch Peragallo und Cleve angeben, mit feinen, alternirenden Zähnchen besetzt, die man aber an lebenden Exemplaren eher für eine zarte Granulation ansprechen könnte. Die durch die flache Wölbung der Zellenden entstehenden Zwischenräume sind voll einer Gallerte, die allerdings im gewöhnlichen vegetativen Zustande nur durch Färbung mit Methylenblau oder Thionin deutlich wahrnehmbar wird und dann homogen, höchstens schwach körnig aussieht. Bei mittlerer Einstellung (Fig. 9*b*) bietet sich ein ganz anderes Bild, als bei hoher. Die auch im optischen Querschnitt cylindrischen Zellen erscheinen dann an den Ecken abgerundet, und ihre Endfläche

[1] Auf meiner Tafel Fig. 9*a* ist dies nicht deutlich zum Ausdruck gebracht.

ist in der Mitte leicht eingestülpt. Nach dem Centrum der Einstülpung zu ist die Membran deutlich verdickt. Durch das Centrum der einen Zellendfläche, die Gallerte und das Centrum der anderen benachbarten Zelle geht ein feiner, überall gleich dicker Stachel hindurch, der die Gallertverbindung der benachbarten Zellen der Kette noch verstärkt.

In jeder Zelle liegt nach der Wand zu der auch im Leben gut wahrnehmbare Kern. Die Chromatophoren weichen in ihrer Gestalt ganz von denen der übrigen Bacillariaceen ab. Sie bilden 2 in der Mitte an einander liegende oder sich kreuzende schmale, längliche, grünlichbraune Plättchen, die an ihren Enden mitunter eine kurze Verzweigung aufweisen, oft auch daselbst leicht köpfchenartig angeschwollen sind.

Dass auch bei anderen Arten von *Lauderia* zwischen den Zellen Gallertverbindungen außer den Stacheln vorhanden sein müssen, ist a priori anzunehmen, sonst müssten z. B. bei *L. pumila* Castracane (**3**) p. 89 Taf. 9 Fig. 8 die Zellen der Kette bei der geringsten Wasserbewegung aus einander fallen. Die Cleve'sche Zeichnung von *L. annulata* Cl. (**1**) Taf. 2 Fig. 15 weist in der That eine Andeutung von Gallerte zwischen den Zellen auf. Bei Anwendung von geeigneten Färbemitteln an lebendem oder gut fixirtem Materiale wird sie auch bei den anderen Arten von *L.* nachweisbar sein.

Über die systematische Anordnung der Species sei hervorgehoben, dass sie nach Schütt (**5** p. 83) bisher in die Sectionen *Eulauderia* und *Detonula* getheilt wird. Nach meinen Untersuchungen wird die Aufstellung einer 3. Section nothwendig, so dass die neue Anordnung sich folgendermaßen stellt: 1. *Eulauderia* Schütt. Schalendeckel gewölbt, mit mehreren Stacheln; 2. *Delicatula* nob. Schalendeckel flach gewölbt, fast gerade, in der Mitte eingestülpt, mit 1 centralen Stachel, Zähnchenkranz am Rande; 3. *Detonula* Schütt. Schalendecken flach, ohne Stacheln, Zähnchenkranz am Rande.

Dactyliosolen Castr.

D. Bergonii Perag. Taf. 1 Fig. 6. Länge der Zellen 48 μ, Breite 20 μ.

D. mediterraneus Perag. Taf. 1 Fig. 8, 9.

Leptocylindrus Cleve.

L. danicus Cleve (**5**) pag. 15 Taf. 2 Fig. 4.

Guinardia Perag.

G. Blavyana Perag. Taf. 1 Fig. 1. Im Golf seltener.

G. flaccida (Castr.) Perag. Taf. 1 Fig. 3—5; Castracane (**3**) p. 74 Taf. 29 Fig. 4.

Rhizosolenia (Ehrbg.) Btw.

R. Stolterfothii Perag. Taf. 1 Fig. 17, 18. Schütt (**3**) p. 24 Fig. 18.

R. robusta Norman. Peragallo Taf. 2 Fig. 1.

R. sigma Schütt (**3**) p. 19 Fig. 6; p. 22 Fig. 12; Länge der Zellen 540 μ, Breite 51 μ.

R. formosa Perag. Taf. 2 Fig. 2.

R. Temperei Perag. Taf. 1 Fig. 3; var. *acuminata* Perag. Taf. 3 Fig. 4; forma *inaequalis* nob. meine Taf. 1 Fig. 6. An lebendem Materiale steckt der bei den breiten *R.* des Warmwassergebietes (z. B. auch bei *R. Castracanei* Perag.) sehr große Kern in einem sehr feinkörnigen Mantel, der durch gröbere Ausstrahlungen am Wandplasma befestigt ist. Die Ausstrahlungen sind mitunter mehrfach nach der Zellwand zu verzweigt und an ihrem Ende knotig verdickt. Sie glichen mit dem Kerne und dessen Mantel fast genau den Bildern, die J. W. Moll[1] von den Kernen der *Spirogyra crassa* giebt. An dem in Flemming's Gemisch fixirten und mit Carbolfuchsin gefärbten Material war auch ein etwas excentrischer Nucleolus deutlich. (Gleiche Präparate von *R. Castracanei* zeigten mehrere Nucleolen, meist 3 oder 4.) Die Chromatophoren stehen als sehr kleine, bräunlich bis gelbe Pünktchen in Kreisen zu 3—9 beisammen. Die Structur der Schale ist in so fern in beiden Hälften der Zelle und von der echten *acuminata* verschieden, als die Schuppen auf der einen Seite breiter und kürzer, auf der anderen länger und schmaler sind und einfache Bogen bilden, während sie bei *acuminata* zweimal wellig flach eingebuchtet sind.

R. Bergonii Perag. Taf. 3 Fig. 5.

R. Castracanei Perag. Taf. 2 Fig. 4. Länge der Zellen meist 600 μ, Breite 150 μ. Ist im Außengolfe ziemlich häufig und fand sich stets in gut vegetirendem Zustande.

---

[1] Moll, J. W., Observations on Karyokinesis in *Spirogyra*. in: Verh. Akad. Amsterdam (2) Deel 1 1893 No. 9.

R. styliformis Brightwell (**3**) Taf. 5 Fig. 6; Peragallo Taf. 4 Fig. 1—5.
R. setigera Btw. (**3**) Taf. 5 Fig. 7; Van Heurck Taf. 78 Fig. 6—8.
R. calcar avis Schulze. Peragallo Taf. 4 Fig. 9.
R. imbricata Btw. (**3**) Taf. 5 Fig. 9—11; Peragallo Taf. 5 Fig. 2, 3.
R. Shrubsolii Cleve. Peragallo Taf. 5 Fig. 8, 9.
R. cylindrus Cleve (**7**) Taf. 2 Fig. 12; sehr selten.
R. alata Btw. (**3**) Taf. 5 Fig. 3; Van Heurck p. 33 Taf. 79 Fig. 8; Peragallo Taf. 5 Fig. 11.
R. gracillima Cleve. Peragallo Taf. 5 Fig. 12.
R. obtusa Hensen = *alata* Btw. var. *truncata* Gran (**1**) p. 6 Taf. 4 Fig. 67.

Biddulphioideae.

Bacteriastrum Shadb.

B. elongatum Cleve Taf. 1 Fig. 19.
B. varians Lauder (**1**); Van Heurck Taf. 80 Fig. 3—5; Schütt (**3**) p. 23 Fig. 15.

Chaetoceras Ehrbg.

C. anastomosans Grun. Van Heurck Taf. 82 Fig. 6—8.
C. angulatum Schütt (**2**) p. 37 Taf. 4 Fig. 1 *a*, *b*; Taf. 5 Fig. 1 *c*. Bildet im October bis November ein monotones Plankton im Golf, indem sie in außerordentlich großer Menge auftritt (s. auch Schütt (**1**) p. 96). Vereinzelt finden sich darunter: *Chaetoceras lorenzianum*, *Rhizosolenia alata*, *calcar avis*, *laevis*, *Temperei* var. *acuminata*, sowie *Ceratium tripos* var. *macroceras* und *C. furca*.
C. boreale Bail. Cleve (**1**) Taf. 1 Fig. 1. — Var. *Brightwellii* Cleve (**1**) Taf. 1 Fig. 2 sehr vereinzelt; var. *densa* Cleve (**1**) Taf. 1 Fig. 3.
C. subcompressum nov. spec. Meine Taf. 1 Fig. 3. *C. compressum* wurde von Lauder (**2**) Taf. 8 Fig. 6 *a*, *b*, leider ohne Berücksichtigung der Chromatophoren beschrieben und abgebildet. Schütt führt (**2**) p. 43 Taf. 5 Fig. 16 *a*, *b* sie ebenfalls an, bemerkt aber von den Chromatophoren, dass sie »aus einer geringen Anzahl mittelgroßer Plättchen, welche die Zellfläche fast vollständig bedecken«, bestehen. Schütt's Material stammte

aus der Ostsee. Gran zieht (2 p. 14) Schütt's »*C. compressum* Lauder« und »*C. compressum* Lauder« von Cleve (5 p. 12 Taf. 2 Fig. 3), zu dem Cleve auch *ciliatum* Lauder (2 p. 77 Taf. 8 Fig. 2 *a*, *b*) rechnet, sammt *medium* Schütt (2 p. 43 Taf. 5 Fig. 15) zu *contortum* Schütt zusammen, und wohl mit Recht. Der von mir im Golfe von Neapel gefundene und nach dem Leben gezeichnete *C.* möge wegen seiner Ähnlichkeit mit *compressum* Lauder als *subcompressum* n. bezeichnet werden. Er hat in jeder Zelle 2 Chromatophoren als parietale nach der Zellmitte (Gürtelseite) gabelig verzweigte Plättchen, deren Enden zu Köpfchen verdickt sind. Eine charakteristische Stellung und Richtung haben die beiden Endhörner der Kette.

C. debile Cleve (5) p. 13 Taf. 1 Fig. 2 *a*, *b* = *C. vermiculus* Schütt (2) p. 39 Taf. 4 Fig. 7 *a*, *b*, Taf. 5 Fig. 7 *c* = *debile* Cleve bei Gran (2) p. 23 Taf. 2 Fig. 14, 15. Ist im inneren Golfe nicht selten in spiraligen Ketten anzutreffen.

C. didymus Ehrbg. Cleve 5) p. 13 Taf. 1 Fig. 3, 4; Gran (2 p. 16 Taf. 3 Fig. 37, 38; var. *longicruris* Cleve (1) Taf. 1 Fig. 11.

C. diversum Cleve var. *mediterranea* nov. var. Kette kurz, Zellen klein, mit zweierlei Hörnern: haarförmigen und breiten. Jene an den Enden der Kette leicht gebogen und divergirend. Die intercalaren haarförmigen Hörner sehr lang, am proximalen Ende schwach, nach dem distalen Ende zu stark auslegerartig gebogen, so dass sie zuletzt mit der Längsachse der Kette fast parallel gehen. Die breiten Hörner etwas excentrisch, an der Kette diagonal, rechtwinklig an einander inserirt, Anfangs gerade, allmählich breiter werdend, nach dem distalen Ende, etwa in der Richtung der Längsachse der Kette geschweift S-förmig gebogen.

C. diversum wird von Van Heurck mit nur 4 nach außen zu breiter werdenden, an den Enden geschweift gebogenen Hörnern gezeichnet. Cleve giebt (1 Taf. 2 Fig. 2) ein *diversum* var. *tenuis* Cleve an, an dessen Kette haarförmige und verbreiterte Hörner stehen. Erstere sind aber viel kürzer und in anderer Richtung gebogen als bei meiner Varietät, und letztere sind nicht Anfangs gerade und gegen das distale Ende zu am breitesten, sondern schon von der Insertionsstelle an gebogen und in der Mitte am breitesten. Außerdem sind die Zellen bei Cleve's Varietät durchweg breiter als lang.

C. furca Cleve (1 Taf. 1 Fig. 10) = *messanense* Castracane (1) p. 32 Taf. 1 Fig. 1*a*. Ist schon mehrfach und unter anderen Namen beschrieben und abgebildet worden. Zuerst von Lauder (1), der es wegen seiner starken, gegabelten Hörner für eine Monstrosität hielt (p. 7: »as an accident or monstrosity in a species of *Chaetoceros*«). Sodann führt es Castracane (1) aus Messina an. Beide Autoren lassen die distalen Hälften der Hörnergabeln mit Spiralen von Zähnchen besetzt sein. Cleve zeichnet seinen *furca* ohne sie (Fig. 10). An den Exemplaren aus Neapel habe ich ebenfalls an der äußeren Hälfte der Horngabeln spiralig gestellte Zähnchen gesehen. Im Winkel der Horngabeln besteht ein scheinbarer Einschnitt noch ein Stück im primären Horn, den auch Cleve angiebt. Castracane zeichnet dagegen die starken Gabelhörner im ersten und zweiten Drittel ihrer Länge als je 2 an einander liegende Hörner, die im letzten Drittel sich kreuzen, aus einander weichen und so eine Gabel bilden. Ich habe aber diese Zusammensetzung des Gabelhornes nie gesehen. Unmöglich wäre sie in gewissen Stadien nicht, denn wir müssen uns vorläufig das starke Gabelhorn von *furca* durch Verwachsung zweier Hörner benachbarter Zellen entstanden denken. Dann würden wir ein Bild erhalten, wie es Castracane zeichnet. Die Verwachsung der beiden Hörner wird später immer inniger, und von der anfänglichen Trennungslinie der beiden Hörner bleibt nur noch der kurze Einschnitt im Winkel der Horngabel, den Cleve und ich zeichnen.

Charakteristisch für *furca* ist außer den Gabelhörnern, von denen fast immer nur 1 Paar zwischen der 1. und 2. Zelle der Kette steht, die eigenthümliche Biegung der Endhörner der Kette, von denen das eine stets dicht oberhalb der Hornwurzel mehr oder weniger winkelig nach rückwärts gebogen ist. In Fig. 2 zeichne ich ein Exemplar, das ausnahmsweise zwischen der 3. und 4. Zelle noch ein 2. Paar von starken Gabelhörnern hat. Es kamen mir indessen im Golfe auch Exemplare ganz ohne Horngabeln vor. Diese konnten nur durch die eigenthümliche, schon oben erwähnte winkelige Biegung des einen Endhornes, die für *furca* typisch ist, und durch die Gestalt der »Fensterchen« der offenen Räume zwischen den Zellen der Kette) als zu *furca* gehörig diagnosticirt werden, nicht minder auch durch die Gestalt des Chromatophors. Dieses ist eine Platte, die an den Seiten je eine buchtige Einschnürung und in

der Mitte ein Pyrenoid trägt. Im Allgemeinen waren die Zellen der Ketten ohne Gabelhörner breiter als lang, mitunter sogar nur $^1/_3$ so breit wie lang, während sie sonst entweder eben so lang wie breit oder bis $1^1/_2$mal so lang als breit waren.

C. lorenzianum Grun. p. 7 Taf. 14 Fig. 13. Häufig.

C. peruvianum Btw. (**1**) p. 155 Taf. 8 Fig. 10; Cleve (**7**) p. 299 Taf. 1 Fig. 7. Bei den Exemplaren aus dem Golf wechselt die Divergenz der vorderen und hinteren Hörner bedeutend. Es giebt Formen, wo sie weit auslegerartig aus einander gehen, wie dies Cleve (**7** Taf. 7) andeutet (s. auch meine Fig. 5). Dann fand ich aber auch Formen, wie sie Brightwell (**1** Taf. 8 Fig. 10) angiebt, mit nur wenig divergirenden Hörnern. Außerdem variirt das Verhältnis der Länge der Zellen zur Breite: bei den typischen Exemplaren, die Cleve zeichnet, sind die Zellen entweder 2mal oder $1^1/_3$mal so lang wie breit, bei Brightwell dagegen gleich lang und breit.

Var. *gracilis* nov. var. Meine Taf. 1 Fig. 5; Brightwell (**1**) Taf. 8 Fig. 9. Zellen schmal, mehr als 2mal so lang wie breit (18—22 μ zu 8,5 μ). Vordere Hörner 3 μ, hintere 2,4 μ breit. Seltener als der Typus.

C. neapolitanum nov. spec. Meine Taf. 1 Fig. 4. Ketten gerade, Fensterchen groß, sehr hoch sechseckig, Ecken derselben bis auf 2 an der Kreuzung der Hörner halbkreisförmig abgerundet. Zellen cylindrisch, $1^1/_2$ — 2mal so lang wie breit. Schalenmantel am Rande etwas gestutzt. Schalendecken concav. Hörner verhältnismäßig dick auf dem Schalendeckel nahe am Rande entspringend. Hornwurzel sehr lang, mitunter fast von der Länge der Zellen, nach innen convex. Hornschäfte diagonal oder in verschiedener Weise, jedoch stets sagittal divergirend. Endhörner V-förmig und leicht gebogen gegen einander geneigt. Chromatophor eine Platte in der Zelle und kleine längliche Plättchen in den Hörnern. Nur im Außengolf.

C. neapolitanum n. ist ähnlich *C. janischianum* Castracane (**3** p. 77) und *dichaete* Ehrbg., synonym mit *remotum* Cleve & Grun., ferner mit *polygonum* Schütt (**2** p. 46 Taf. 5 Fig. 24). Auch *compactum* Schütt (**2** p. 46 Taf. 5 Fig. 23) und *skeleton* Schütt (ibid. p. 45 Taf. 5 Fig. 19) steht es in mancher Beziehung nahe, unterscheidet sich aber von diesen Species auf das Bestimmteste dadurch, dass seine Zellen $^1/_2$—2mal so lang wie breit sind und niemals Endstacheln haben.

C. protuberans Lauder (2) Taf. 8 Fig. 11.

C. tetrastichon Cleve (1) Taf. 1 Fig. 7. Ist im inneren Golfe ziemlich häufig. Zwischen seinen Hörnern ist nahe an der Zelle fast bei jedem Exemplare ein thierischer Organismus angesiedelt, der in einer an einem Ende halbkugelig geschlossenen, am anderen Ende vasenartig geöffneten, cylindrischen, hyalinen Hülle steckt. Ob es sich um ein Räderthier handelt, konnte ich nicht genau feststellen.

Triceratium Ehrbg.

T. orbiculatum Shadb. var. *elongata* Grun. Im Außengolf hin und wieder.

Biddulphia Gray.

B. mobilensis Van Heurck Taf. 101 Fig. 4.

B. pulchella Gray. Smith p. 48 Taf. 45 Fig. 321.

Cerataulina Peragallo.

C. Bergonii Perag. Cleve (5) p. 11 Taf. 1 Fig. 6. — Schütt (5) p. 96 Fig. 165.

Var. *elongata* nov. var. Länge der Zelle 9—12mal so groß wie die Breite (108 μ zu 9—10 μ). Bei der von Cleve abgebildeten Form ist die Länge der Zellen etwa 4mal so groß wie die Breite, bei denen von Schütt $4^1/_2$—$4^3/_4$ so groß. Peragallo's Abbildung zeigt die Zelle 2mal so lang wie breit.

Hemiaulus Ehrbg.

H. Hauckii Grun. Castracane zeichnet (1 Taf. 5 Fig. 2) eine gerade Kette von 2 Exemplaren. Ich bemerkte öfters im Golfe Ketten von 3—8 Exemplaren, die gerade, seltener bogenförmig und stets stark tordirt waren. Die Species gehört zu den häufigsten Planktonalgen im Golfe.

Euodia Bail.

E. arcuata nov. spec. Meine Taf. 1 Fig. 8 *a*, *b*. Zellen in der Schalenansicht kurz halbmondförmig, ungefähr 2mal so lang wie breit, an der Dorsalseite hochbogig; Ecken abgerundet; an der Ventralseite zweimal leicht eingebogen und in der Mitte mit convexer Vorwölbung. Membran fein radiär punktirt. Chromato-

phoren zahlreiche rundliche oder unregelmäßig geformte Plättchen. — Die nächstverwandten Species sind *inornata* Castr. (3 p. 149 Taf. 12 Fig. 1) und *radiata* Castr. (ibid. p. 150 Taf. 12 Fig. 4). Beide erinnern sowohl in ihrer Gestalt, abgesehen von Unterschieden in der Beschaffenheit der Dorsal- und Ventralseite, als auch in der feinen radiären Punktirung an *arcuata; inornata* trägt wie *cuneiformis* Wallich nahe bei der Mitte der Ventralseite einen Scheinknoten. Die Dorsalseite von *radiata* ist nahezu halbkreisförmig; auch sind deren Enden spitz zugerundet, und die ventrale Anschwellung ist gleich der von *inornata* sehr breit und flach aus einander gezogen.

Pennatae.

Fragilarioideae.

Synedra Ehrbg.

S. undulata (Bail.) Greg? Van Heurck, Taf. 42 Fig. 2. Ist bisher in keinem Verzeichnis als pelagisch aufgeführt worden. Da ihre sehr lang gestreckte, leicht gebogene Schale auf eine schwebende Lebensweise hinzudeuten scheint, so möge sie an dieser Stelle mit Erwähnung finden, zumal da es ja auch unter den Synedren des Süßwassers Formen giebt (z. B. *delicatissima* W. Sm. und *longissima* W. Sm.), die als planktonisch betrachtet werden.

Thalassiothrix Cleve & Grun.

T. Frauenfeldii Grun. p. 140 Taf. 14 Fig. 18. Von dieser Species giebt es im Golf sowohl die Sternform (Castracane 3 Taf. 14 Fig. 7, 8), als auch häufiger Zickzackketten, während die Sternform in der Adria bei Rovigno (Juli und August 1897) weitaus überwog.

T. curvata Castr. (3) p. 55 Taf. 24 Fig. 6. Seltener als die vorhergehende Art.

Asterionella Hass.

A. notata Grun. Van Heurck Taf. 52 Fig. 3. Die Individuen sah ich mehrfach durch ihre verdickten proximalen Enden seitlich zu langen spiraligen Ketten vereinigt. Die Ganghöhe der Spirale war fast so lang wie der Durchmesser der Umgänge. Die Zellen divergiren mit den freien distalen Enden nach außen.

Naviculoideae.

Nitzschia Hass.

N. fraudulenta Cleve (7) p. 300 Taf. 1 Fig. 11. Bildet im Golfe Ketten von 5—8 Exemplaren, die mit den Spitzen seitlich ein kurzes Stück zusammenhangen. Castracane giebt diese Art der Kettenbildung (3 Taf. 25 Fig. 9) auch für *Bacillaria socialis* Greg. var. *indica* Castr. an, dessgl. Cleve (1 Taf. 2 Fig. 23) für *Nitzschia pungens* Grun. und (7 Taf. 1) für *N. serians*. Ich beobachtete außerdem dieselbe Art des Contactes der Spitzen zur Erhöhung des Schwebevermögens bei der Süßwasserchlorophycee *Actinastrum Hantzschii* Lagerh., wenn diese Alge im sogen. Stadium des Syncoenobiums (im Limnoplankton) ist (s. Schröder, Über Planktonpflanzen aus Seen von Westpreußen in: Ber. D. Bot. Ges. 18. Bd.).

N. longissima (Bréb.) Ralfs. Forma *parva* (Van Heurck Taf. 70 Fig. 3 und forma *reversa* Van Heurck Taf. 70 Fig. 4 sind beide sehr vereinzelt im Golfe, die erstere etwas häufiger.

Surirelloideae.

Campylodiscus Ehrbg.

C. adriaticus Grun. Schmidt Taf. 16 Fig. 14.

CYANOPHYCEAE (SCHIZOPHYCEAE).

Oscillatoriales.

Trichodesmium Ehrbg.

T. Thiebaultii Gomont p. 197 Taf. 6 Fig. 2—4 = *Oscillaria pelagica*? Falkenberg p. 224. Wie schon oben p. 5 erwähnt, ist Falkenberg der Entdecker dieser pelagischen Schizophycee, die später von Gomont als *Trichodesmium Thiebaultii* von den Canarischen Inseln etc. als neu benannt, beschrieben und abgebildet worden ist. Cleve (1) fand sie vom Juni bis Juli 1892 ungefähr auf der Grenze des Floridastromes und der Sargassosee und sagt p. 6: »The species of the northern hemisphere is *T. Thiebaultii* Gomont. Also in the southern hemisphere desmoplankton with *T. erythraeum* Ehrbg.«; ferner: »From these statements I am justified in stating that the desmoplankton is the prevalent plankton of the Antilles-current and of the Brazil-current, and that it touches on the north the region of

styliplankton.« Auch nach Ostenfeld ist *T. Thiebaultii* im December (9.—15. 97) im Caraiben-Meer bei Puerto Caballo recht häufig. Ich fand im Golf von Neapel nur wenige Bündel in 2 Proben.

---

6. Vergleich des Phytoplanktons im Golfe von Neapel mit dem des warmen atlantischen Oceans nördlich vom Äquator.

Die Planktologie hat nicht bloß festzustellen, was und wie viel an Organismen in einem bestimmten Meeresgebiete vorhanden ist, sondern sie hat vornehmlich die Aufgabe, über die Verbreitung pelagischer Pflanzen und Thiere Auskunft zu geben und somit die Pflanzen- und Thiergeographie, die sich bisher meist auf das Festland beschränkte, über den Ocean auszudehnen. Schütt, der sich wiederholt längere Zeit mit Planktonstudien im Golfe von Neapel beschäftigte, der außerdem die Peridineen und Bacillariaceen der Planktonexpedition, die aus den verschiedensten Theilen des atlantischen Oceans stammen, bearbeitet hat und in planktologischen Fragen der competenteste Forscher ist, weist an mehreren Orten (**1** p. 85 u. 96 und **3** p. 33) darauf hin, dass das Phytoplankton des Golfes von Neapel qualitativ und quantitativ große Übereinstimmung mit dem des warmen atlantischen Oceans nördlich vom Äquator, dem der Sargassosee und des Floridastromes zeigt. Diese Übereinstimmung macht sich nach Schütt in so fern geltend, als es im Mittelmeere und im atlantischen Ocean allgemein wenige Individuen, aber viele Species aufweist, dass seine Componenten in beiden Gebieten fast die gleichen sein dürften, und dass unter Anderem nahezu die gleiche Variabilität der Arten von *Ceratium* (z. B. *tripos* und *fusus*) und dieselben luxurirenden Formen der Peridineen in beiden Warmwassergebieten bekannt wurden. Den eingehenderen Nachweis eines Vergleiches lässt Schütt noch dahingestellt. Er erklärt die Ähnlichkeit beider Florengebiete damit, dass ein Seitenarm des Floridastromes durch die Straße von Gibraltar in das Mittelmeer oberflächlich beständig hereinströmt, der die Flora der warmen nordatlantischen Gewässer mit sich führt, während eine kalte Unterströmung, die vom Mittelmeer in den atlantischen Ocean hinausgeht, wegen ihrer Tiefe keine lebenden Pflanzen führen soll.

Auf Grund der Angaben von Cleve, Murray & Whitting und Ostenfeld sowie nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnis des Golfes von Neapel und anderer Theile des Mittelmeeres lassen sich nunmehr speciellere Vergleichsmomente zwischen beiden Gebieten hervorheben, wenn sie zur Zeit auch noch manche Lücken aufweisen.

Wenn nach Schütt (1 p. 96) zwar im Allgemeinen das Plankton des Golfes an Volumen das der Sargassosee nicht übersteigt, so tritt doch im Golf zuweilen eine Form, wie *Chaetoceras*, so dominirend auf, dass sie alle anderen an Masse enorm übertrifft. Es war mir interessant, bei Schütt (p. 96) die Mittheilung zu finden, dass er ein solches Vorherrschen von *Chaetoceras* im November 1888 beobachtet habe. Vom 23. October an verzeichnet er (p. 108) den Winter 1888/89 hindurch »eine große Welle des Planktonvolumens, deren Culminationspunkt auf die zweite Hälfte des November fällt, und die ferner in der Nähe ihres Maximums zwei Modulationen zeigt, welche als secundäre Wellen auf der Kuppe der großen Welle erscheinen«. Dr. Lo Bianco hatte mir gütigst einige Planktonproben vom 26.—29. October 1895 und eine vom 24. November 1896 zur Durchsicht gestattet. Die Proben aus den drei verschiedenen Jahren zeigten zu derselben Zeit, für die Schütt das Dominiren von *Chaetoceras* angiebt, ein ähnliches massenhaftes Vorkommen dieser Bacillariacee, das am 24. November noch stärker war als im October 1895. Nach diesen übereinstimmenden Befunden muss auf eine ziemlich regelmäßige Entwicklung von *Chaetoceras* zu großen Massen im Herbste geschlossen werden; ob sie thatsächlich alle Jahre constant zu derselben Zeit wiederkehrt, ist noch weiter zu untersuchen.

Während also *Chaetoceras* in manchen Monaten des Jahres ein quantitativ reiches, monotones Phytoplankton auch in wärmeren Meerestheilen (Sargassosee, Floridastrom und Mittelmeer) bildet, ist dies bei den Peridineen dieser Gebiete noch nicht beobachtet worden, wohl aber aus dem kalten Theile des atlantischen Oceans längst bekannt. Weitaus die meisten Peridineen gehören dem warmen Wasser an, sind aber fast zu allen Zeiten darin nur spärlich. Dagegen tritt bei ihnen eine mitunter sehr große Variabilität auf, gegenüber den wenigen Kaltwasserformen, wo dies nicht der Fall ist. Namentlich bei dem sehr variabeln *Ceratium tripos* Ehrbg. lassen sich, wie Schütt schon angegeben, Beziehungen zwischen Variation und Verbreitung nachweisen. Die Kaltwasserformen dieser Peridinee

sind verhältnismäßig klein, einfach und solid gebaut, die des warmen Wassers zeigen in den Hörnern der Zellen und den Leisten der Membran mannigfache Modificationen, entweder durch Verlängerung oder durch Verkürzung (*tripos* var. *macroceras* forma *longissima*) und wellenartige oder unregelmäßige Verbiegung var. *macroceras* forma *inaequalis* und *inflexa* sowie var. *gibbera*, ferner durch Verbreiterung der Seitenhörner (var. *platycornis* und *macroceras* forma *clavicaps*) oder endlich durch fingerförmige Zerspaltung der Enden der Hörner (var. *furcellata*, *digitata* und *palmata*. Diese Varietäten und andere ihnen verwandte sind fast ausnahmslos sowohl dem Mittelmeer als auch dem warmen Theile des nördlichen atlantischen Oceans eigen. *Ceratium fusus* (Ehrbg.) Duj. variirt in beiden Gebieten des Warmwassers weniger erheblich, besonders dadurch, dass sich die ganze Zelle wie eine dünne Nadel außerordentlich lang streckt und dabei leicht gebogen ist (s. Schütt 3 p. 33 Fig. 24. Außerdem kommen mehrere kurze Formen in beiden Meeren vor, bei denen entweder der eine oder beide Stacheln ziemlich stark gebogen sind. Die Varietäten von *furca* sind, abgesehen von der var. *baltica* Moebius und höchstens der var. *Pouchetii* Lemmermann fast unerheblich. *Ceratium gravidum* Gourret ist beiden Gebieten gemeinsam, *digitatum* Schütt wurde für das Mittelmeer noch nicht nachgewiesen. Dasselbe galt bis vor Kurzem von den echten Tropenhochseepflanzen, den Amphisolenien, von denen ich die neue Art *Amphisolenia bidentata* im Golfe von Neapel fand. *Cenchridium rugulosum* Stein giebt dieser Autor nur aus dem Mittelmeer an und es ist nirgend mehr nachgewiesen worden. *Ceratocornis horrida* Stein ist im Golfe von Neapel ziemlich häufig und wird auch aus dem warmen atlantischen Ocean mehrfach angeführt. Von den Dinophysideen ist *Dinophysis* zwar nicht allein auf das Warmwassergebiet beschränkt, denn *acuta*, *rotundata*, *acuminata* und *norvegica* kommen auch im Kaltwasser vor, *homunculus*, *uracantha* und *sacculus* sind aber bisher dort noch nicht gefunden, eben so wie die Arten von *Phalacroma*, von denen allein 9 im Golf anzutreffen sind (s. oben p. 19). Der warme Theil des atlantischen Oceans beherbergt deren noch mehr. Charakteristische Warmwasserbewohner scheinen außer den Arten von *P.* auch die von *Oxytoxum* zu sein, deren es 6 im Golfe giebt. *Histoneis* ist bisher im Mittelmeer nur in 3 Arten gefunden worden, obgleich das Entdecken weiterer Species dieser ebenfalls typischen Warmwasserform im Mittelmeer nicht unmöglich ist, da insbesondere Murray & Whitting aus gleichen Breiten des atlan-

tischen Oceans eine Anzahl neuer, schöner Arten beschreiben. Auffällig ist es, dass so relativ wenig Gymnodiniaceen und Glenodinien nebst verwandten Gattungen wie *Spirodinium*, *Cochlodinium* und *Pouchetia* im Golfe gefunden worden sind.

Bei den Bacillariaceen des Warmwassergebietes lassen sich ähnlich wie bei den Peridineen, aber etwas weniger deutlich, bestimmte Typen für dieses Gebiet hervorheben, die dafür charakteristisch sind. Die beiden durch Artenanzahl und ihr Massenvorkommen bemerkenswerthen Gattungen in der Hochsee sind *Chaetoceras* und *Rhizosolenia*. Im Allgemeinen bewohnen von *C.* nur verhältnismäßig wenige Species ausschließlich das Warmwasser. Bei diesen macht sich aber auch ähnlich wie bei den Warmwasserperidineen ein entschiedener Hang zu luxurirenden Formen bemerkbar. Die tropischen *C.* tragen entweder nur sehr robuste, meist bedornte Stacheln (*saltans*, *tetrastichon* und *coarctatum*), oder es sind neben solchen noch feinere bis haarförmige vorhanden (*furca*, *diversum*, *subcompressum* etc.). Die Arten des Kaltwassers haben dagegen in der Regel nur feine Stacheln. Ein luxurirendes Wachsthum weisen ferner die Rhizosolenien des Warmwassers auf. Sie sind gegenüber den schmalen Kaltwasserformen zwar kurz, aber außerordentlich verbreitert, haben eine relativ stark structurirte Membran und sehr kleine, äußerst zahlreiche punktförmige Chromatophoren nebst großen Kernen (s. Taf. 1 Fig. 6 *a*), so *Rhizosolenia Castracanei*, *Debyana*, *Temperei*, *formosa* und *robusta*. Die im Kaltwasser reich überwiegend vorkommenden Rhizosolenien sind meist dünn und schmal, oft sehr lang, äußerst fein structurirt und haben fast durchweg verhältnismäßig größere Chromatophoren s. Fig. 6 *b*) und kleine Kerne, so *gracillima*, *obtusa*, *setigera*, *semispina* und *styliformis*. Schütt fand laut brieflicher Mittheilung die typischen Warmwasser-Rhizosolenien des Mittelmeeres auch im warmen Theil des nordatlantischen Oceans.

Neben den genannten luxurirenden Formen von *Chaetoceras* und *Rhizosolenia* sind mehrere andere Bacillariaceen als Tropenformen beider Gebiete zu bezeichnen, die nach unserer jetzigen Kenntnis fast nur im Warmwasser gefunden wurden. Zu diesen gehört *Hemiaulus Hauckii* und *Heibergii*, sowie *Asterionella notata*, ferner *Bacteriastrum delicatulum* und *elongatum*. Von *Lauderia* kommt *delicatula* in beiden Theilen des Warmwassergebietes vor, von *Dactyliosolen* besonders *mediterraneus*; *Gossleriella* und *Planktoniella* bewohnen ebenfalls den warmen atlantischen Ocean und das Mittel-

meer, eben so *Asterolampra marylandica*, *rotula*, *Van Heurckii*, sowie *Asteromphalus robustus* und seine nächsten Verwandten.

Weitere genaue Analysen des Planktons aus dem Mittelmeere und dem warmen Gebiete des nordatlantischen Oceans werden noch mehr übereinstimmende Beziehungen zwischen beiden Meerestheilen feststellen lassen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Sämmtliche Figuren sind mit einem Abbeschen Zeichenapparate entworfen worden. * bedeutet Zeichnung nach lebendem Materiale.

Fig. 1. *Chaetoceras diversum* Cleve var. *mediterranea* nov. var. 375/1.

Fig. 2*. *C. furca* Cleve 270/1. Die 2 Paar Gabelhörner tragen an der distalen Hälfte jeder Horngabel Spiralen feiner zähnchenartiger Höcker.

Fig. 3*. *C. subcompressum* nov. spec. Etwa 450/1.

Fig. 4*. *C. neapolitanum* nov. spec. 375/1. Mit kleinen Chromatophoren in den Hörnern und plattenförmigem Chromatophor in der Zelle.

Fig. 5. *C. peruvianum* Btw. var. *gracilis* nov. var. 375/1.

Fig. 6*a*. *Rhizosolenia Temperei* Peragallo var. *acuminata* Perag. forma *inaequalis* n. f. Zeigt die auf beiden Seiten der Zellhälften etwas verschiedene Schalenstructur; mit Chromatophoren, Kerntasche, Kern und Nucleolus. Fixirt mit Flemming's Gemisch, gefärbt mit Carbolfuchsin. 375/1.

Fig. 6*b*. *R. obtusa* Hensen. Theil einer Zelle mit Chromatophoren. 375/1.

Fig. 7. *Asteromphalus ralfsianus* (Norm.) Grun. 625/1.

Fig. 8*. *Euodia arcuata* nov. spec. 750/1; *a*. Schalenstructur, *b*. Individuen mit Chromatophoren.

Fig. 9*. *Lauderia delicatula* Perag. 375/1; *a*. Kette bei hoher Einstellung mit Kern und Chromatophoren; zeigt die Gallerte zwischen den Kettengliedern und die zähnchenartigen Stacheln an den Enden der Glieder. (Gallerte mit Thionin gefärbt.) *b*. Kette im optischen Durchschnitt bei mittlerer Einstellung; zeigt den die Glieder verbindenden centralen Stachel und die eigenthümliche centrale Einstülpung.

Fig. 10. *Gossleriella radiata* Schütt. 270/1. Leere, abgestorbene Schale mit radialen starken und feinen Strahlen auf der Membran.

Fig. 11. *Pyrocystis lanceolata* nov. spec. 300/1.

Fig. 12. *Prorocentrum scutellum* nov. spec. 450/1.

Fig. 13. *Peridinium tristylum* Stein var. *ovata* nov. var. 375/1. Mit breiten Zwischenbändern.

Fig. 14. *Oxytoxum Milneri* Murr. & Whitt. Membran beider Zellhälften mit Poren und Kern. 375/1.

Fig. 15. *Histoneis magnifica* (Stein Murr. & Whitt. 375/1. Zwillingszellen mit verschieden structurirter, sagittaler accessorischer Flügelleiste und dem Mittelstück.

Fig. 16. *Amphisolenia bidentata* nov. spec.; *a*. 270/1: Habitusbild der ganzen Zelle, bei *B* Bruchstelle; *b*. 375/1: vorderer Theil des Individuums, zeigt die Ring- und Randleisten; *c*. Hinterende: c^1 Seitenansicht mit den Stacheln und Porencanälen; c^2 Vorderansicht mit den Endstacheln und Poren.

Fig. 17 *a*. *Ceratium tripos* Ehrbg. Typus. 150/1; *b*—*e* = var. *gracilis* Gourret 150/1; *f*—*p* = var. *macroceras* Ehrbg.; und zwar *g* = forma *scotica* Schütt 150/1; *h* = forma *inflexa* Gourret 150/1; *i* = forma *longissima* nov. form. 150/1; *k*—*m* = forma *undulata* nov. form. 150/1; *n* = forma *claviceps* nov. form. 300/1; *o*—*p* = forma *palmata* nov. form. 150/1.

Mittheilungen über Copepoden. 12—14[1].

Von

Dr. W. Giesbrecht
in Neapel.

Mit Tafel 2—5.

12. Die litoralen Cyclopiden des Golfes von Neapel.

Die Familie der Cyclopiden umfasst folgende 6 Genera: *Cyclopina*, *Oithona*, *Pterinopsyllus*, *Hemicyclops*, *Euryte*, *Cyclops*. Die Arten derselben bieten in öcologischer Hinsicht die größte Mannigfaltigkeit dar: die *Cyclops* bevölkern die Binnengewässer und leben in solchen von jeder Art, in großen und kleinen, stehenden und fließenden, süßen und salzigen, kalten und warmen, hoch und tief gelegenen; die Arten von *Oithona* sind ausschließlich marin, sie gehören zum Theil dem hohen Meere an, zum Theil halten sie sich in der Nähe der Küsten auf, zwischen eupelagischer und litoraler Lebensweise vermittelnd; ebenfalls marin sind die Arten der übrigen 4 Genera, aber sie sind durchaus litoral; man findet sie zwischen Pflanzen und Thieren und im Detritus der Meeresküsten.

Die Systematik dieser marinen Küstenspecies ist weniger gut bekannt als die von *Cyclops* und *Oithona*, wahrscheinlich, weil man sie meistens nur in spärlichen Exemplaren erbeutet. Mein Material ist nun zwar ebenfalls ziemlich dürftig; indessen schien mir das, was ich beim Sammeln von Asterocheriden gelegentlich zusammenbrachte, auszureichen, um die Systematik dieser Arten zu revidiren und die vorhandenen, zwanzig und mehr Jahre alten Beschreibungen durch neue zu ersetzen.

Eines der litoralen Genera, *Hemicyclops*, kenne ich nicht aus eigener Anschauung; es wurde von Boeck (1872) auf eine Species,

[1] Nr. 1—6 vgl. Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd. pag. 56—106 Taf. 5—7, Nr. 7—9 ibid. pag. 631—693 1 Textfigur, Nr. 10—11 ibid. 12. Bd. pag. 218—226 Taf. 9.

purpureus, gegründet, von welcher er nur 1 ♀ (ob bei Karmö oder im Christianiafjord, ist nicht angegeben) auffand; seither ist die Art nicht wieder beobachtet worden. Indessen wird sie sich, trotz des Mangels von Abbildungen, wieder erkennen lassen, da sie sich von den übrigen marinen Arten durch ihre nahe Verwandtschaft mit *Cyclops* unterscheidet, von welchem sie andererseits durch einen großen, ungegliederten, an der Spitze mit zahlreichen Fiederborsten besetzten »Mandibelpalpus« abweicht.

Außer *Cyclops christianensis* Boeck 1872, den ich sonst nicht erwähnt finde, sind in neuerer Zeit noch einige andere *Cyclops*-Arten aus dem Meere beschrieben worden. Von einer derselben, *C. ewarti*, war Brady (1891 pag. 87) von vorn herein im Zweifel, ob sie wirklich marin, oder zufällig in den Firth of Forth hineingeschwemmt worden sei; in der That erkannten Th. & A. Scott (1893 pag. 214) sie als Süßwasser-Art (Loch Morar). Neuerdings aber fand Brady (1899 pag. 38) ein Exemplar von *ewarti* in einem Oberflächenfang von Otago Harbour, Neuseeland. Zwei andere Arten beschrieb I. C. Thompson: *C. puffini* (1887 p. 65) und *marinus* (1893 pag. 14); die erstere wurde von Canu (1889) zu *Hersiliodes* gestellt; die letztere gehört zwar zu *C.*, ist aber nach unreifen Thieren, wie es scheint, nach ♂ des V. Stadiums, aufgestellt, so dass ein Urtheil darüber, ob sie mit einer Süßwasser-Art etwa zusammenfällt, kaum möglich ist.

Zu erwähnen bliebe noch eine von Brady & Robertson (1876 pag. 196) als *Cyclopsyllus elongatus* beschriebene, anscheinend zu den Cyclopiden gestellte Art; sie wird von den Autoren nicht beschrieben und weiterhin nicht wieder genannt.

1. Genus *Cyclopina* Claus.

(Tafel 3.)

Es sind bisher 7 Species von *Cyclopina* beschrieben worden, von denen eine, *clausi* Czerniawsky, nicht zu diesem Genus sondern zu *Eurytemora* gehört. Zweifelhaft ist auch die Zugehörigkeit von *oralis* Brady, welche der Autor zunächst (1872) zum Genus *Cyclops*, später (1880 pag. 181) zu *Cyclopina* zählte, dabei aber im Ungewissen blieb, ob sie nicht etwa zu *Cyclopicera* (= *Asterocheres*) gehöre. Da Brady von *oralis* (nur 1 ♀ lag ihm vor, nichts als die Vorderantennen und die Furca abbildet und beschreibt, und jene durch die hohe Zahl der Glieder, diese durch die Stellung der Außenrandborste von den anderen Arten des Genus *Cyclopina* abweicht, so schließe ich die Art von diesem Genus aus und rechne sie zu den Species

incertae sedis. Die beiden Arten Boeck's, *norvegica* (1864) und *longicornis* (1872), dürften identisch mit *gracilis* und *litoralis* sein. Von *norvegica* sagt Boeck, sie unterscheide sich sofort von *gracilis* durch den gedrungeneren Rumpf, die Kürze des Hinterrumpfes (im Verhältnis zum Vorderrumpf) und durch die Form der Mundtheile; aber was er über die Gliedmaßen (1. Antenne, Maxilliped, 5. Fuß) bemerkt, widerspricht nicht den Merkmalen von *gracilis*, und was er über die größere Gedrungenheit des Rumpfes und die relative Kürze des Hinterrumpfes sagt, ist nur in Hinsicht auf Claus' Abbildung von *gracilis* richtig, welche den Hinterrumpf dünner und länger darstellt, als er in Wirklichkeit ist. Die zweite Species, *longicornis*, beschrieb Boeck ungefähr zur selben Zeit, wie Brady seine *litoralis*, konnte Brady's Beschreibung also nicht berücksichtigen; anderenfalls hätte ihm die Identität der beiden Species nicht entgehen können, obwohl Brady die Außenborste am Mittelgliede des 5. Fußes übersah und für die Vorderantennen eine zu hohe Gliedzahl angiebt.

Es verbleiben dem Genus *Cyclopina* somit nur 3 Species, *litoralis* Brady, *elegans* Th. Scott und *gracilis* Claus, die ich sämmtlich im Golfe aufgefunden und von denen ich unten kurze Beschreibungen gebe. Von *gracilis* liegt mir nur ein dürftiges Material vor, so dass ich mich auf meine frühere Darstellung der Art (1882) beziehen möchte. *Litoralis* ist im Golf relativ häufig; gleichwohl habe ich keine ♂ davon gefunden, um so bedauerlicher, da dieselben auch von anderen Fundorten nicht beschrieben sind. Auch von *elegans* habe ich keine ♂, sondern nur 2 ♀ erbeutet, entnehme daher die Angaben über die ♂ aus Th. Scott's Darstellung.

♀ — Rumpf (Fig. 1, 2, 7, 8, 18, 20—22, gestreckt, nicht über 1 mm lang. 1. Thoraxsegment vom Kopfe getrennt, aber vom dorsalen Hinterrand des Kopfes und besonders von den Pleuren desselben überwachsen. Rostrum und Oberlippe springen ziemlich stark hervor; letztere hat außer einem mit steifen Haaren besetzten medianen Knopf keine Bewaffnung. Von den 4 Segmenten des Abdomens ist das Genitalsegment das längste; die 3 folgenden sind nicht sehr verschieden lang. Die spaltförmigen Oviductmündungen liegen lateral (Fig. 18, 21), von vorn und von der Bauchseite her durch einen Deckel verschlossen, an dessen Ende 2 Borsten sitzen; die ventrale Borste ist S-förmig und nach dem Rücken hinaufgebogen. Die Furca (Fig. 7, 8, 20) ist gestreckt, zwischen 2 und 7 mal so lang wie (an der Außenrandborste) breit; die Borsten sind vollzählig; die Außenrandborste sitzt proximal von der Randmitte an. —

Die vorderen Antennen (Fig. 3, 16) sind 10- bis 18-gliedrig; 18 Glieder haben sie bei *litoralis* und *elegans*, nämlich:

l. Ma 1, 2∼3, 4∼7, 8, 9, 10∼12, 13, 14, 15)
e. 1, 2∼3, 4∼7, 8, 9, 10, 11, 12, 13∼15) 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24∼25.

Wie hierauf die 10 (oder 11) Glieder von *gracilis* zurückzuführen sind, kann ich nicht angeben, möchte aber die letzten 4 Glieder als 19∼21, 22, 23, 24∼25 auffassen. Die Borsten sind nackt oder kurz gefiedert; nur am Endgliede sitzt ein dünner Ästhetask. — Die hinteren Antennen (Fig. 4, 19) sind 4-gliedrig; am Innenrande des 1. und 2. Gliedes sitzt je 1 Fiederborste, am Innen- und Endrande des 3. und 4. Gliedes sitzen 5 und 7 Borsten, von denen die meisten lange, dünne Hakenborsten sind. Am Außenrande trägt nur das 1. Glied eine Gruppe von 2 Borsten; wenn man dieselben als Rudiment des Exopoditen auffassen will, so wäre das 1. Glied = *B* 1∼2 zu setzen und die beiden letzten Glieder als secundär gesondert (durch Zweitheilung von *Ri* 2) zu denken. — Die Kaulade der Mandibeln (Fig. 6) ist keilförmig, mit gezahntem, breitem Endrande; *B* 2 ist groß, *Ri* 2-gliedrig (mit 2 oder 3 + 6 Borsten), *Re* undeutlich 4-gliedrig (mit 5 Borsten). — Kaulobus (*Li* 1) der 1. Maxille (Fig. 13) mit 6 (in 3 Gruppen zu je 2 angeordneten) Hakenborsten, 1 dünnen distalen und 1 dicken proximalen Fiederborste besetzt; *B* 2 etwa doppelt so lang wie breit, am distalen Ende mit 3 + 2 Borsten; *Ri* ein eingliedriges Plättchen mit 1 + 1 + 5 Borsten; *Re* mit 4, *Le* mit 2 Fiederborsten. — Die 2. Maxille (Fig. 10) ist relativ schlank, die Innenrandloben sind vollzählig und die 3 distalen gestreckt, die Beweglichkeit zwischen *B* 1 und 2 ist ausgiebig, *Ri* 2-gliedrig; *L* 1, 3—5 tragen je 3, *L* 2 nur 1 Borste; die distale Borste von *L* 5 ist ein kräftiger Haken; *Ri* hat 3 + 5 Borsten. — *Ri* des Maxillipeden (Fig. 12) ist 4- oder 5-gliedrig; *B* 1 hat 1 + 3 + 2, *B* 2 hat 2, *Ri* 1 und 4 haben je 1, *Ri* 2, 3, 5 je 2 Borsten; außerdem sitzen außen an *Ri* 5 noch 2 winzige Börstchen. Die 4 Paar Ruderfüße (Fig. 5, 9, 14, 15) sind kurz und breit, ihre Basalia 2-, ihre Äste 3-gliedrig.

Die Vertheilung der Borsten an den Ästen ist folgende:

	Re 1	*Re* 2	*Re* 3	*Ri* 1	*Ri* 2	*Ri* 3
1. Fuß:	1 *Se*, 1 *Si*	1 *Se*, 1 *Si*	3 *Se*, 1 *Sl*, 1 *Si*	1 *Si*	1—2 *Si*	1 *Se*, 5 *Si*
2. -			3 *Se*, 1 *Sl*, 5 *Si*		2 *Si*	
3. -						
4. -			2 *Se*, 1 *Sl*, 5 *Si*			1 *Se*, 4 *Si*

Die *Se* von *Re* sind fast ohne Ausnahme kräftige Dornen mit gezähnelten Säumen, die *Sl* fein gezähnelte Sägen (am 1. Fuß nicht immer);

die *Si* von *Re* und die Borsten von *Ri* sind Fiederborsten, welche an den *Ri* der hinteren Fußpaare zum Theil auffällig verdickt sind. *B* 1 trägt 1 gefiederte *Si*, *B* 2 eine nackte *Se*. und am 1. Fuße außerdem eine pfriemförmige *Si*. — 5. Fuß (Fig. 11, 17) 3-gliedrig oder durch Reduction des 1. Gliedes 2-gliedrig; vorletztes Glied mit 1 *Se*, Endglied mit 3 oder 4 Borsten.

♂ — Secundäre Genitalcharaktere scheinen nur im Bau des Abdomens und der Vorderantennen vorhanden zu sein. Der mittlere und distale Theil der letzteren ist ähnlich wie bei *Euryte* gegliedert.

1. *Cyclopina litoralis* Brady.

(Tafel 3.)

Cyclops litoralis. Brady 1872 pag. 5 Taf. 2.
Cyclopina - Brady 1878 pag. 92 Taf. 15. Großbritannien.
- - I. C. Thompson 1887 pag. 65, 1893 pag. 13 Taf. 17. Puffin Isl.
- - Timm 1894 pag. 380. Cuxhaven.
- *longicornis* Boeck 1872 pag. 41. Süd-Norwegen.

♀ — Rumpf. Länge 0,55—0,8 mm. Vorderkörper (Fig. 1) regelmäßig ellipsoidisch, die breiteste Stelle etwa in der Mitte. Genitalsegment (Fig. 2) nicht behaart. Die relative Länge der Furca (Fig. 2, 7, 8) ist ungemein variabel; in den extremsten Fällen, die ich auffand (Fig. 7, 8), verhielt sich die Länge der Furca zu der von *Ab* 4 + 5 wie 2 : 3 und wie 4 : 3, und zur Breite der Furca (vor der Außenrandborste gemessen) wie 5 : 2 und wie 14 : 2; zwischen diesen Extremen sind alle Übergänge da. Die Außenrandborste überragt das Ende der Furca; das Randstück proximal von ihrer Ansatzstelle ist wenigstens halb so lang wie das distale Stück. — Die vorderen Antennen (Fig. 3) reichen angelegt etwa bis zum 1. Fuß und sind 18-gliedrig; man könnte sie allenfalls auch als 20-gliedrig bezeichnen, wenn man die Glieder *Aa* 10, 11, 12 als gesondert ansieht; an der Vorderseite sind nämlich die beiden Grenzlinien zwischen diesen Gliedern scharf bis auf die Mitte der Ober- und Unterseite; von da nach der Hinterseite verstreichen sie. Das längste Glied ist das 3. (*Aa* 4∼7), dann folgt das 6. (*Aa* 10∼12) und die beiden ersten; die übrigen Glieder sind kurz, kürzer oder wenig länger als breit. (Brady's Angabe, dass die Antennen 22- oder 23-gliedrig sind, beruht darauf, dass er das 3. Glied in mehrere Glieder auflöst; ich kann indessen daran keine

Spur von Gliederung erkennen.) Endglied der hinteren Antennen Fig. 4) über doppelt so lang wie das vorletzte Glied. *Ri* 1 der Mandibel (Fig. 6) mit 3 Borsten. Die 4 Borsten von *Re* der 1. Maxille (Fig. 13) ungefähr gleich lang. *Ri* des Maxillipeden Fig. 12) ist 4-gliedrig (*Ri* 3∼4). Mittelglied von *Ri* des 1. Fußes (Fig. 9) mit nur 1 Borste; Endborste (*St*) von *Re* desselben schwächlich, aber von ähnlicher Form wie an den folgenden Füßen; Borste von *Ri* 1 des 2., 3. und besonders des 4. Fußes (Fig. 5) verdickt (Brady erwähnt das Merkmal nicht); der distale der beiden Außenranddornen (*Se*) von *Re* 3 des 4. Fußes durch eine S-förmige Borste ersetzt. 1. Glied des 5. Fußes (Fig. 11) breit, mit convexem Innenrande, ohne Borste; Endglied wenig länger als breit, mit 4 Borsten am Außen- und Endrande, von denen die letzte kürzer und dünner als die andern ist.

Verbreitung: Großbritannien, deutsche Nordseeküste, Süd-Norwegen, Neapel.

2. *Cyclopina elegans* Th. Scott.
(Tafel 3.)

Cyclopina elegans. Th. Scott 1894 pag. 237 Taf. 5. Firth of Forth.

♀ — Rumpf (Fig. 21, 22). Länge 0,8—0,83 mm. Vorderrumpf gestreckter, im Verhältnis zum Hinterrumpf schmäler als bei *litoralis*; die breiteste Stelle vor der Mitte; Stirnrand flacher gerundet als bei *l.* Das Genitalsegment (Fig. 18, 21) trägt an beiden Seiten Büschel steifer, z. Th. langer Haare (in variabler Menge). Die Furca (Fig. 20) ist nicht ganz so lang wie *Ab* 4 + 5 zusammen und ca. 7mal so lang wie breit; die Außenrandborste ist kurz; das Randstück vor ihrer Ansatzstelle ist etwas mehr als $^1/_4$ so lang wie das distale Stück. Sehr auffällig ist es, dass die Furca, wie auch Scott bemerkte, 7 Borsten statt 6 trägt; der Vergleich mit den anderen Arten, die nur 6 Borsten haben, ergiebt, dass die überzählige Borste (*Sdo*) die dorsal zwischen der *Se* und *Si* ansitzende ist. — Die vorderen Antennen (Fig. 16) reichen angelegt etwa bis zum 1. Fuß und sind 18-gliedrig; das 3. und 9. Glied (*Aa* 4∼7 und 13∼18) sind die längsten, die 5 Glieder dazwischen die kürzesten. Scott zählt 19 Glieder, indem er das 3. Glied als in zwei gesondert auffasst. Endglied der hinteren Antennen (Fig. 19) etwa $1^1/_3$ so lang wie das vorletzte. *Ri* 1 der Mandibeln mit 2 Borsten; *B* 2 und

Ri schlanker als bei *lit.* Die 2. Borste von *Re* der 1. Maxille kürzer als die anderen 3. *Ri* des Maxillipeden 5-gliedrig. Mittelglied von *Ri* des 1. Fußes (Fig. 14) mit 2 Borsten; *Si* von *Re* desselben ist eine Fiederborste; *Ri* 1 an keinem Fuß mit verdickter Borste, dagegen die beiden *Si* von *Ri* 2 und die proximale *Si* von *Ri* 3 des 4. Fußes (Fig. 15) verdickt und zugleich verkürzt (Scott erwähnt dieses Merkmal nicht); beide *Se* von *Re* 3 des 4. Fußes dornförmig. 1. Glied des 5. Fußes (Fig. 17) kurz, mit 1 Borste am Innenrande; Endglied etwa doppelt so lang wie breit, am Außen- und Endrande mit 4 Borsten, von denen die letzte verkürzt und verdickt ist. Die Eiballen enthalten nach Scott's Zeichnung je 10—12 Eier.

Verbreitung: Firth of Forth, Neapel.

3. *Cyclopina gracilis* Claus.

Cyclopina gracilis Claus 1862 pag. 85; 1863 pag. 104 Taf. 10. Messina.
- - Grebnitzky 1873—74 pag. 234. Schwarzes Meer.
- - Brady 1878 pag. 93 Taf. 24, 91. Oban; Lough Swilly.
- - Giesbrecht 1881 pag. 257; 1882 pag. 137 Taf. 2, 4—11. Kieler Bucht.
- - I. C. Thompson 1887 pag. 65; 1893 pag. 14 Taf. 17. Puffin Isl.
- - Braun 1888 pag. 18. Wismarer Bucht.
- - Gourret 1889 pag. 474. Golf v. Marseille.
- - Canu 1892 pag. 181; 1894 pag. 130. Normandie.
- - Th. Scott 1894 pag. 237. Firth of Forth.
- - Th. Scott 1899 β pag. 93. Franz-Joseph-Land.
- *norvegica* Boeck 1864 pag. 23 (sep.). Süd-Norwegen.

♀ — Rumpf. Länge 0,45—0,55 mm (Brady giebt 0,65 an); ähnlich wie *litoralis*. Auch hier variirt die Länge der Furca ziemlich stark: ich fand sie bis zu 4mal so lang wie breit und wenig kürzer als *Ab* 4 + 5, während sie bei Thieren aus der Ostsee kaum 3mal so lang als breit und wenig länger als *Ab* 5 ist; ihre Außenrandborste sitzt ganz kurz vor der Randmitte an. — Die vorderen Antennen erreichen angelegt den 1. Fuß nicht und sind 10-gliedrig, können jedoch durch eine unvollkommene Zwei-

theilung des 4. Gliedes 11-gliedrig werden (Brady zählt 12 Glieder, zeichnet aber nur 11; das 1. Glied der Figur ist indess ein Stück Rumpf: das 6. Glied ist weitaus das längste, etwa $2^1/_2$ mal so lang wie das 3. und 7. Glied, welche unter den übrigen Gliedern die längsten sind. Längenverhältnis der beiden Endglieder der hinteren Antennen ähnlich wie bei *litoralis*. Mittelglied von *Ri* des 1. Fußes mit 1 Borste; *St* von *Re* 3 desselben Fußes den *St* der folgenden Füße ähnlich; *Ri* an keinem Fuße mit verdickten Borsten; beide *Se* von *Re* 3 des 4. Fußes dornförmig. 1. Glied des 5. Fußes kaum vorhanden, ohne Borste; Endglied mit 3 Borsten am Ende, von denen die äußere ein größerer, die innere ein kleinerer Dorn ist. Die Eiballen enthalten je 6—10 Eier.

Verbreitung: Europäische Küsten des atlantischen Oceans von Franz-Joseph-Land bis zum Mittelmeer; Nordsee, Ostsee, Mittelmeer, Schwarzes Meer.

2. Genus *Pterinopsyllus* Brady 1880.

(Tafel 2.)

Synonyma: *Lophophorus* Brady 1878, *Cyclopella* Claus 1893.

Der Name *Lophophorus*, den Brady anfänglich (1878 pag. 121) dem Genus gegeben, wurde von ihm später (1880 *a* pag. 23) als präoccupirt gestrichen und durch *Pterinopsyllus* ersetzt, was Claus (1893 pag. 287) nicht beachtete, als er den Namen *Cyclopella* vorschlug.

Von *P. insignis*, der einzigen Art, die bisher bekannt geworden, existirt nur die Beschreibung Brady's (1878), die sich auf 3 ♀ gründet und die, wenn auch im Ganzen zutreffend, doch eine Neubeschreibung nicht überflüssig erscheinen lässt. Th. Scott (1894 pag. 238) fand *P. insignis* im Firth of Forth wieder, und zwar in dem Theil desselben, dessen Wasser einen stark schwankenden Salzgehalt hat; er bezeichnet das Vorkommen als häufig. — Es ist immerhin möglich, dass es auch im Golf von Neapel Orte giebt, an denen die Art häufig ist; bisher habe ich trotz vielen Suchens nur etwa ein halbes Dutzend reife ♀ gefunden; außerdem fand ich aber noch einige (2 + 3 ♀ von 2 anderen Arten und die bisher unbekannten ♂ (3 Exemplare).

Wenn man Brady's Darstellung, besonders die Zeichnungen, in allen Einzelheiten für eine treue Wiedergabe der Merkmale von *P. insignis* hält, so wird man zweifeln, ob die von mir unten beschriebenen Thiere wirklich dieser Art zugehören. Aber ich glaube kaum, dass Brady die Borsten der 2. Antenne und der 2. Maxille,

die Form des Maxillipeden und die Gliederung und Beborstung der 1. Maxille richtig dargestellt hat, und auch die Knopfform des Exopoditen der Mandibel dürfte ein Beobachtungsfehler sein. Dagegen wäre es möglich, dass die britischen *P. insignis* von den Neapler in der Form des 5. Fußes, bes. der innersten der terminalen Borsten, und der Größe (0,9 mm) etwas abweichen; aber wenn auch vielleicht real, so sind diese Unterschiede doch gering und mit der Subsumirung der Thiere beider Fundorte unter dieselbe Species sehr wohl verträglich.

♀ — Rumpf (Fig. 1, 4, 5, 8). Die Kürze der Vorderantennen, die relative Dicke des Hinterleibes und die Kürze der Furca geben den Arten von *P.* einen Habitus, der mehr an den vieler Harpacticiden, als an den der übrigen Cyclopiden erinnert. Der Vorderkörper ist etwa nur doppelt so breit wie der Hinterkörper; seine Segmentation ist dieselbe wie bei *Cyclopina*. Das Rostrum ist lang, dreieckig und steht in ventraler Richtung ab, ohne sich, wie bei *Euryte*, an die Oberlippe anzulegen. Das Genitalsegment, nach hinten nur wenig verschmälert, ist etwa so lang wie die 3 folgenden Segmente zusammen; diese sind an Länge kaum verschieden, können aber wegen ihrer Fähigkeit, sich stark in einander zu schieben, gelegentlich verschieden lang aussehen. Der kurze vordere Theil des Genitalsegments (Fig. 8 *Ab* 1) mit den ganz lateralen Legeöffnungen ist von dem hinteren an der Ventralseite durch eine Integumentfalte getrennt; an jeder Legeöffnung sitzt eine längere, schwach gefiederte und 2 kurze Borsten. Die Furca (Fig. 4, 5) ist kurz, kaum so lang wie breit; sie trägt 6 Borsten: eine dünne, kurze, nackte *Si* auf der Dorsalseite, eine ähnliche *Se* auf der Ventralseite, und 4 *St*, von denen *St* 4 ganz dünn und kurz ist, während *St* 1 kaum halb so lang, *St* 3 fast so lang wie der Hinterleib und *St* 2 länger als derselbe ist; *St* 2 und 3 sind ziemlich dick und mit starren Fiedern besetzt.

Die vorderen Antennen (Fig. 9) und z. Th. auch die übrigen Gliedmaßen des Kopfes zeichnen sich durch ihren Reichthum an kurzen, dicken, struppigen Borsten aus, die mit stachligen, öfters kammartig gestellten Fiedern besetzt sind. Die kurzen Vorderantennen erreichen noch nicht die Mitte des Kopfes und sind 8-gliedrig; das 1., 3., 5., 7. Glied ist kürzer als das 2., 4., 6., 8. Die 8 Glieder sind auf die 21 von *Euryte* nicht mit Sicherheit zurückzuführen, doch dürften die 3 proximalen Glieder als *Aa* 1, 2∼6, 7∼12 aufzufassen sein. Die Vertheilung der Borsten zeigt die Figur; eine

der apicalen Borsten des Endgliedes macht den Eindruck eines Ästhetasken.

Die hinteren Antennen (Fig. 6) sind 3-gliedrig; doch ist die Articulation zwischen dem 1. und 2. Glied weniger ausgeprägt als zwischen dem 2. und 3.; das 3. entspricht den beiden Endgliedern von *Cyclopina*. Die Borsten sind lang und reich an Stachelfiedern: die des Endgliedes größtentheils hakig; das 1. und 2. Glied haben je 1 am Innenrande, das 3. trägt 5 + 8 am Innen- und Endrande; am Außenrande des 1. Gliedes ist keine Borste.

Die Kaulade der Mandibel (Fig. 2) ist kräftig, breit, beilförmig, am Endrande mit starken, charakteristisch geformten Zähnen besetzt. *B* 2 (mit 1 Borste) ist lang und schmal und trägt am Ende das 2-gliedrige Endopodit (mit 2 + 6 Borsten); hinter der Mitte des Außenrandes articulirt das Exopodit; es ist ebenfalls gestreckt und proximalwärts zurückgekrümmt; trotz seiner gestreckten Gestalt und obgleich seine Borsten in Stellung und Zahl (5) denen von *Cyclopina* ähneln, ist es ungegliedert.

Die 1. Maxille (Fig. 7), ähnlich wie bei *Cyclopina* gebaut, hat einen großen, mit 6 mächtigen Klauen besetzten Innenrandlobus (*Li* 1). Das 2. Basalglied ist sechseckig und trägt am Innenrande 1, am Endrande 3 + 2 Borsten und am Außenrande die beiden eingliedrigen, rundlichen Äste; das Exopodit (mit 1 + 1 + 5 Borsten), mehr noch als das Endopodit (mit 4 Borsten), ist proximalwärts gebogen. Proximal vom Exopodit sitzt am Außenrande des 1. Basalgliedes eine kurze Fiederborste.

Die 2. Maxille (Fig. 10) hat ein sehr großes, trapezoides 1. Basalglied, an dessen Innenseite die 4 Loben als flache, borstentragende Höcker nachweisbar sind; das 2. Basalglied bildet mit dem 3-gliedrigen Endopodite eine Pyramide und trägt einen dicken Haken. Die Borsten stehen besonders an den distalen Gliedern dicht gedrängt, so dass in der Figur die an der abgekehrten Fläche sitzenden der Deutlichkeit wegen z. Th. weggelassen werden mussten.

Der Maxilliped (Fig. 3) ist besonders dadurch ausgezeichnet, dass er sich distal nur wenig verjüngt, und sein Endabschnitt (*Ri*) daher nicht, wie sonst, geißelartig aussieht. Die beiden Basalglieder sind durch eine nur schwach ausgebildete, schräg laufende Articulation verbunden. *B* 1 hat 1 + 3, *B* 2 hat 2 Borsten. *Ri* ist als 4-gliedrig zu bezeichnen, obwohl die Trennung der Endglieder undeutlich ist; *Ri* 1 ist auffällig lang, *Ri* 2 mit 3 verschmolzen:

ich zähle 2 + 1 + 2 + 2 + 5 Borsten an den 5 Gliedern. Die Borsten von *Ri* sind ziemlich kurz und schwächlich.

Die Füße des 1.—4. Paares (Fig. 12, 13, 15, 18) haben zweigliedrige breite Basalia und 3-gliedrige Äste von nicht sehr verschiedener Länge. *B* 1 trägt eine zart befiederte *Si*, die am 1. Fuße länger und dicker ist als am 2.—4.; *B* 2 hat am 1. Fuße eine steife, mit Stachelfiedern besetzte *Si* und an allen Füßen eine dünne, schwach gefiederte *Se*. Die Vertheilung der Borsten an den Ästen ist folgende:

	Re 1	*Re* 2	*Re* 3	*Ri* 1	*Ri* 2	*Ri* 3
1. Fuß	1 *Se*, 1 *Si*	1 *Se*, 1 *Si*	3 *Se* 1 *St* 4 *Si*	1 *Si*	2 *Si*	1 *Se*, 5 *Si*
2. -			3 *Se* 1 *St* 5 *Si*			
3. -			2 *Se* 1 *St* 5 *Si*			
4. -			1 *Se* 1 *St* 5 *Si*	1 *Si*	0—2 *Si*	1 *Se*, 4 *Si*

Die *Se* der Außenäste sind überall lange (am längsten am 1. Fuße), dünne ungesäumte Dornen; die *St* ist am 1. Fuße beiderseitig, am 2.—4. Fuße an der Innenseite gefiedert, an der Außenseite mit sehr feinen Spitzen versehen; die übrigen Borsten sind Fiederborsten; unter ihnen zeichnet sich die *Si* von *Ri* 1 am 2. und 3. Fuße mehr als am 1. durch ihre Dicke aus. Die Borsten von *Ri* des 4. Fußes sind größtentheils rudimentär oder in Dornen umgewandelt (Fig. 13, 15, 18).

Der 5. Fuß (Fig. 19, 21, 22) besteht aus einem 2-gliedrigen Basale und einem Endglied, welches 3—4 Borsten trägt; am 1. Basalgliede findet sich die *Si* und am 2. die *Se* der vorhergehenden Füße wieder.

Die Eiballen sind nach Brady dick-birnförmig, mit je 3—4 sehr großen Eiern.

♂ — Die 3 ♂, welche mir vorliegen, gehören zu derselben Species, aber ich bin nicht sicher, zu welcher von den drei Species, deren ♀ unten diagnosticirt sind. Denn in der Befiederung der Furcalborsten und der relativen Dicke der Borsten von *L* 1 der 2. Maxille stimmen dieselben mit *insignis*, dagegen in der Beborstung von *B* 1 des Maxillipeden mit *egregius* und *illustris* überein. Die Unterschiede der ♀ im Bau des 4. und 5. Fußes aber nützen für die Bestimmung der Zugehörigkeit der ♂ darum nicht, weil sie gerade im Bau dieser Gliedmaßen von den ♀ abweichen.

Secundäre Genitalcharaktere sind: die geringere Rumpflänge und der abweichende Bau des Genitalsegmentes der Vorderantennen, des 5. Fußes und der Innenäste des 1. und 4. Fußes.

Rumpflänge 0,6 mm (Fig. 17). Das Genitalsegment (Fig. 20 *Ab* 1) ist von *Ab* 2 abgegliedert; die Genitaldeckel sind breit und mit je 3 Borsten versehen, von denen die beiden inneren steif und sehr fein gezähnelt sind. Greifantennen (Fig. 11) dick und kräftig; ihr proximaler Abschnitt ist undeutlich 5-gliedrig, der mittlere und distale ähnlich wie bei *Eurgte* gegliedert, doch sind die Glieder gedrungener, und die proximalen des mittleren Abschnittes noch stärker in einander geschoben; die Borsten des proximalen Abschnittes sind denen der ♀ ähnlich, wenn auch kürzer; am mittleren Abschnitt ist ein Theil von ihnen in kurze, dicke Häkchen und Dörnchen verwandelt; Ästhetasken fand ich 3: einen am proximalen Abschnitt (vielleicht zu *Aa* 7 gehörig), einen an *Aa* 14 und einen am Ende der Antenne. Innenrandborsten von *Ri* des 1. Fußes (Fig. 16) verkürzt; die terminale von *Ri* 3 in einen kurz hinter der Basis umgeknickten Pfriem verwandelt. *Ri* des 4. Fußes (Fig. 14) den *Ri* der vorhergehenden Füße ähnlich; *Ri* 2 mit 2 *Si*, *Ri* 3 mit 4 *Si* und 1 *Se*; alle diese Borsten sind Fiederborsten, jedoch etwas verkürzt und die am Innenrand von *Ri* 2 und *Ri* 3 sitzenden etwas steifer als gewöhnliche Fiederborsten. Der 5. Fuß (Fig. 20) unterscheidet sich von dem der ♀ dadurch, dass *B* 1 noch stärker reducirt als bei *illustris* ♀, d. h. ganz geschwunden ist, so dass auch die bei *insignis* ♀ und *egregius* ♀ an ihm sitzende *Si* fehlt; gleichwohl ist der Fuß 3-gliedrig; denn auf das an seiner *Se* kenntliche *B* 2 folgen noch 2 Glieder: ein längeres, das am Ende des Außen- und Innenrandes eine dünne *Se* und eine dicke, mit Stachelfiedern besetzte *Si* trägt, und ein kurzes Endglied mit 4 Borsten, von denen die innerste verdickt ist.

1. *Pterinopsyllus insignis* Brady & Robertson.

(Tafel 2.)

Lophophorus insignis Brady & Robertson 1876 pag. 196; Brady 1878 pag. 122 Taf. 13, 15. Vor Hawthorn (Durham), 27 Faden.

Pterinopsyllus insignis Brady 1880 *α* pag. 23.

- - Th. & A. Scott 1893 *β* pag. 243; Th. Scott 1894 pag. 238. Firth of Forth; Moray Firth 40 Faden.

♀ — Rumpf. Länge 0,75 mm (Brady 0,9 mm). Die beiden langen Furcalborsten (Fig. 5) am proximalen Drittel mit langen, weitläufigen, am distalen Stück mit kurzen, dichten Fiedern besetzt;

der Unterschied ist an *St* 2 noch schärfer als an *St* 3. Das 7. Glied der vorderen Antennen im Verhältnis zum 8. etwas länger als bei *egregius*. Von den 3 Borsten von *L* 1 der 2. Maxille ist eine etwas dicker als die anderen beiden. Von den 3 Borsten der distalen Gruppe von *B* 1 des Maxillipeden ist keine der proximalen Borste des Gliedes ähnlich. *Ri* 2 des 4. Fußes (Fig. 13) ohne Borsten (Brady zeichnet 1 Dornborste daran); *Ri* 3 am Außenrande mit 1, am Ende mit 2 Fiederborsten, am Innenrande mit 2 Dornen. *B* 1 des 5. Fußes (Fig. 21) mit kürzerer, das Endglied kaum überragender Borste (*Si*); Endglied oval, etwa doppelt so lang wie breit, nicht eingekerbt, mit 4 Borsten am End- und Außenrande, die länger als das Endglied sind, und von denen die beiden äußeren mit einigen Stachelfiedern besetzt, die beiden anderen nackt sind (die innerste der beiden letzteren zeichnet Brady kürzer und dicker als ich).

Verbreitung: Schottland, England, Neapel.

2. *Pterinopsyllus egregius* n. sp.

(Tafel 2.)

♀ — Rumpf (Fig. 1) Länge 1 mm, Breite und Dicke des Rumpfes im Verhältnis zur Länge etwas größer als bei *insignis*. Fiederung der beiden langen Furcalborsten (Fig. 4) am proximalen und distalen Theil ungefähr gleich dicht; die längeren Fiedern des proximalen Theiles gehen in die kürzeren des distalen Theiles allmählich über. Eine der 3 langen Borsten von *L* 1 der 2. Maxille (Fig. 10) viel dicker als die beiden anderen. Eine der 3 Borsten der distalen Gruppe von *B* 1 des Maxillipeden (Fig. 3) ist der proximalen Borste des Gliedes ähnlich, d. h. lang, dick und mit kammartigen Fiedern besetzt. *Ri* 2 des 4. Fußes (Fig. 15) am Innenrande mit 2 kurzen Fiederbörstchen; *Ri* 3 (von *Ri* 2 unvollkommen abgegliedert) mit 1 Fiederbörstchen am Außenrande und 4 Dornen am End- und Innenrande. *B* 1 des 5. Fußes (Fig. 19) mit langer, das Endglied weit überragender Borste (*Si*) am Innenrande; Endglied oval, etwa so lang wie breit, am Endrande eingekerbt, mit behaartem Höcker außen von der Kerbe und mit 3 kurzen Borsten am Endrande, von denen die innerste verdickt ist.

Verbreitung: Neapel.

3. *Pterinopsyllus illustris* n. sp.

(Tafel 2.)

♀ — Rumpf. Länge 0,85—0,9 mm. Rumpf noch etwas gedrungener gebaut als bei *egregius*. Furcalborsten ähnlich wie bei *insignis*.

Borsten der 2. Maxille und des Maxillipeden wie bei *egregius*; eben so auch der Innenast des 1. Fußes (Fig. 18), doch sitzt an *Ri* 2 nur ein Börstchen, welches, wie auch die *Se* von *Ri* 3, dornförmig, wenn auch minder dick als die beiden proximalen *Si* von *Ri* 3 ist. 5. Fuß (Fig. 22) mit sehr kurzen, undeutlich getrennten Basalgliedern, an denen eine *Se*, aber keine *Si* sitzt; das Endglied ist von variabler Form, entweder langgestreckt (wie in der Figur) oder mehr von der Gestalt wie bei *insignis*; an seinem Endrande sitzen 4 Borsten, 2 dicke äußere, und 2 dünnere innere.

Verbreitung: Neapel.

3. Genus *Euryte* R. A. Philippi.

(Tafel 4.)

Synonym: *Thorellia* Boeck (vgl. unten pag. 57).

Brady (1878 pag. 96) vermuthet die Identität der Genera *Euryte* Phil. und *Thorellia* Boeck. Die Vermuthung ist richtig. Die »vielgliedrigen« Vorderantennen, die »beinahe so lang wie das Kopfsegment« sind, die »linealische« Furca, die »fast länger ist als die 3 letzten Schwanzsegmente«, die »3-gliedrigen mit 2 Endklauen« versehenen »hinteren Kaufüße« (pag. 67), deren Endtheil Philippi (Fig. 3*b*) durchaus kenntlich abbildet, sind Merkmale, die das Genus *Euryte* ausreichend kennzeichnen. Brady fand Philippi's Darstellung »not copious enough« und bevorzugte desshalb Boeck's Genusnamen, der dann von allen späteren Autoren gebraucht wurde. Aber so lückenhaft und z. Th. fehlerhaft Philippi's Darstellung ist, so gewährleisten die eben angegebenen Merkmale doch die Identität seines Genus mit demjenigen Boeck's. Dass auch die Species Philippi's mit der Boeck's identisch ist, wird dadurch wahrscheinlich, dass die hiesigen Thiere mit den von Brady abgebildeten britischen sicher zu derselben Art gehören. Dazu kommt, dass Philippi's Bemerkungen über die Färbung seines einzigen Exemplares (»es war gelblich, die Mitte des Thorax dunkler, braungelb; die Glieder des Hinterleibes in der Mitte, und eben so die Fühler in der Mitte schwärzlich«) mit den Angaben späterer Autoren übereinstimmen.

Norman's beide Arten wurden schon von Brady hierher gezogen: *nigricauda* ohne Zweifel mit Recht; dass *pallidus* eine junge *Euryte* sei, lässt sich weder beweisen noch widerlegen.

Die Abbildungen, welche Czerniawski von seiner *Cyclopina clausi* giebt, stellen das Vorkommen von *E. longicauda* im Schwarzen Meer

sicher. Da Th. Scott die Art neuerdings auch vom Franz-Josephs-Land aufführt, so mag auch Buchholz die bei Ostgrönland gefischten 1,8 mm langen Thiere richtig als *E. l.* bestimmt haben. Die Species ist daher im Norden weit verbreitet; ob sie aber auch bei Neu-Seeland vorkommt, bedarf bei der Entlegenheit des Fundortes einer Nachuntersuchung; denn Thomson fand am 5. Fuß nicht die von Brady richtig abgebildeten lanzetförmigen, sondern einfache Borsten und zeichnet die Furca sehr kurz, kaum 3 mal so lang wie breit.

♀ — Rumpf (Fig. 1, 6, 7, 9, 19, 20). Die Gesammtform des Rumpfes ist diejenige, die man gewöhnlich als »cyclops-artig« bezeichnet; d. h. der Vorderkörper bildet ein sehr regelmäßiges, an der Ventralfläche abgeflachtes Ellipsoid, dessen größeste Breite etwa in seiner Mitte liegt und ca. $^3/_5$ von seiner Länge beträgt, und der Hinterkörper ist cylindrisch, nach hinten wenig verjüngt, an seiner breitesten Stelle etwa $^1/_3$ so breit wie der Vorderkörper. Wiewohl das 5. Thoraxsegment durch seine seitlichen Auswüchse den vorhergehenden Segmenten ähnlicher ist als bei anderen Podoplea-Arten, erkennt man auch hier seine Zugehörigkeit zum Hinterrumpf daran, dass die tiefe Bucht, die der dorsale Hinterrand des letzten Vorderrumpf-Segmentes bei den Copepoden aufweist, dem 4. Thoraxsegment zukommt; in der Seitenansicht ist es ohnehin nicht zweifelhaft, dass bei *Eurytemora* das Segment des 5. Fußes das 1. Segment des Hinterrumpfes und nicht das letzte des Vorderrumpfes ist. Der Kopf ist mit dem 1. Thoraxsegment völlig verschmolzen. Das Rostrum springt ventral stark vor und bildet eine ungefähr dreikantige, abgerundete Pyramide, deren Vorderfläche die ventrale Fortsetzung der Stirnfläche ist, während die beiden hinteren Flächen und die wenig vortretende hintere Kante der Vorderfläche der großen Oberlippe anliegen. Das Genitalsegment ist kaum kürzer als die 3 folgenden Abdomensegmente zusammen (Fig. 20); von letzteren ist das mittlere (*Ab* 4) das kürzeste, ca. $^2/_3$ so lang wie das (nach hinten verschmälerte) Analsegment. An den beiden Seiten des Genitalsegmentes, hinter den Legeöffnungen, befindet sich je eine Zacke (Fig. 6, 20); der hintere Abschnitt ist schmäler als der vordere. Die Legeöffnungen liegen genau lateral und sind enge Querspalte (Fig. 6, 7); ihr dorsaler Winkel wird vorn von einer kleinen, mit 3 Börstchen besetzten Lippe überragt; der ventrale Winkel des einen Spaltes setzt sich mit einer schmalen Hautfalte quer über die Bauchfläche des Segmentes bis zu dem des anderen Spaltes fort; diese Falte verläuft dicht vor dem Begattungsporus. Die Furca (Fig. 9, 20)

ist gestreckt, 4—7 mal so lang wie breit. Die 6 Furcalborsten, besonders die 4 Endborsten, sind befiedert; *Sl* 2 ist ungefähr so lang wie das Abdomen; *Sl* 1 ist etwa so lang wie die Furca, *Sl* 3 gut doppelt so lang, *Sl* 4 und *Si* wenig über halb so lang wie die Furca; *Si* ist noch kürzer. *Se* ist an das Randende und zugleich auf die Dorsalfläche der Furca gerückt; noch weiter dorsal sitzt *Si*, nämlich über der *Sl* 2, an; *Se* und *Si* stehen auch in dorsaler Richtung ab.

Die vorderen Antennen Fig. 12) reichen nicht bis zum Hinterrande von *Ce*~*Th* 1, würden aber etwa den Hinterrand des Kopfsegmentes erreichen, wenn dies nicht mit *Th* 1 verwachsen wäre. Sie sind 21-gliedrig; die Vertheilung der Borsten lässt schließen, dass ihr 1. Glied als *Aa* 1~3, ihr 2. als *Aa* 4~5, ihr 21. als *Aa* 24~25 der 25-gliedrigen Gymnoplea-Antennen und die übrigen Glieder als einwerthig aufzufassen sind (ich muss jedoch bemerken, dass *Aa* 3 vielleicht nicht mit *Aa* 4, sondern mit *Aa* 2 verschmolzen ist, hier wie bei *Cyclopina*). Die Glieder sind scharf getrennt, nur die Grenze zwischen *Aa* 13 und 14 fand ich öfters verwischt. Mehr als 2 Borsten trägt nur *Aa* 1, 2 und 25; 2 Borsten sitzen an *Aa* 6—12, 22, 23, eine an *Aa* 3, 4, 5, 13—16, 18, 19, 21, 24 und keine an *Aa* 17 und 20. Die meisten Borsten sind nackt, nur wenige schwach gefiedert. Nur das Endglied hat einen dünnen, von einer Borste wenig verschiedenen Ästhetasken.

Die hinteren Antennen (Fig. 10) sind denen von *Cyclopina* ähnlich; die 4 Glieder sind dick im Verhältnis zur Länge, das 2. ist länger, das 3. und 4. kürzer als das 1.; der Zipfel, in welchen die Außenseite des 2. Gliedes distal ausläuft, ist öfters zugespitzt. Die Stellung der 2, 1, 5, 7 Borsten am Innen- und Endrande der Glieder ist aus der Figur ersichtlich; 1 Borste der vorletzten und 4 Borsten des Endgliedes sind Hakenborsten und haben in der Mitte eine ringförmige Stelle, an der das Chitin dünn ist. Am Außenrande trägt nur das 1. Glied eine Borste.

Die Oberlippe (Fig. 2) ist breit und ragt weit hervor; ihr Hinterrand ist eigenthümlich gezähnelt; die Seitenlippen sind ebenfalls lang und am Ende verbreitert; so ist das zwischen ihnen und der Oberlippe befindliche Atrium des Mundes tief und breit; zwischen Oberlippe und Seitenlippen ragen die Mandibelladen, hinter den Seitenlippen die Kaufortsätze der vorderen Maxillen in dasselbe hinein. Kalipräparate lassen erkennen, dass der Ösophagus weit, faltig und ungewöhnlich lang ist. Die Form des Mundes, der Mandibeln und übrigen Mundtheile lässt darauf schließen, dass *E.* ein Raubthier ist;

in der That fand ich an einigen Kalipräparaten von *longicauda* den hinteren Theil des aufgeblähten Oesophagus erfüllt mit Chitinresten anderer Copepoden, worunter sich fast vollständige Antennen, Abdomina, Füße etc. erkennen ließen.

Die Mandibel (Fig. 5) besteht fast nur aus der gestreckten, am Ende etwas verbreiterten und eigenthümlich gezähnelten Kaulade; *B* 2 mit den Ästen ist auf einen kleinen, knopfförmigen, mit 3 Borsten versehenen Palpus reducirt.

Einen eigenthümlichen Bau hat die 1. Maxille; gewöhnlich legt sie sich unter dem Deckglas so, wie sie in Fig. 14 abgebildet ist; verständlicher aber wird sie in der Lage, die Fig. 17 wiedergiebt. Sie besteht aus 2 Gliedern, einem dicken Basalgliede (*B* 1), das innen in einen mit 6 hakigen Klauen und einer langgefiederten Boste versehenen Lobus (*Li* 1) ausgeht, und dem fast rechteckigen *B* 2. Der Endrand von *B* 2 ist hier nicht, wie bei *Cyclopina*, beborstet, sondern gezähnelt, so dass er einige Ähnlichkeit mit der Mandibellade erhält; am Innenrande ist das Glied mit einem scharfen, durchsichtigen Saum versehen; mitten an der Außenkante trägt es 2 Borsten, und an seiner hinteren Fläche, nicht weit von der Basis sitzt ein Knopf an, der 2 Borsten trägt. Es ist anzunehmen, dass diese beiden Borstenpaare die Rudimente von *Ri* und *Re* sind, wie ja auch der Mandibelpalpus auf einen beborsteten Knopf reducirt ist.

Die 2. Maxille (Fig. 18) ist gedrungen: *B* 1 ist durch eine ringsumlaufende Verdünnung des Chitins in 2 gegen einander etwas bewegliche Stücke gegliedert, von denen das proximale keine Loben hat; das distale hat einen kleinen, mit 1 kurzen Borste versehenen (*L* 3) und einen großen (*L* 4) Lobus, dessen beide Borsten, die bewegliche distale und die mit dem Lobus verschmolzene proximale, wie Zangenhaken einander gegenüber stehen. Auch *B* 2 hat einen großen Lobus, von dessen 3 Borsten eine hakenförmig und eine nur halb so lang wie die beiden anderen ist. *Ri* besteht aus einem größeren, 2 Borsten tragenden Gliede und einem ganz kleinen, das eine dickere und eine dünne Borste trägt.

Der Maxilliped (Fig. 3) ist 3-gliedrig: *Ri* hat seine Gliederung verloren und besteht nur aus 1 gestreckten Gliede, das bei *long.* im Verhältnis zu *B* 2 etwas länger ist als bei *rob.* (übrigens könnte man den apicalen Theil von *Ri*, an dem die beiden Endklauen sitzen, vielleicht als besonderes Glied unterscheiden, und ferner befindet sich am Außenrande von *Ri*, proximal von seiner Mitte, eine Kerbe, die der Rest einer verloren gegangenen Articulation sein dürfte).

Die charakteristische Gestalt der 3 Glieder und die Vertheilung der Borsten ist aus der Figur ersichtlich: bemerkt sei nur noch, dass *Ri* bei der Adduction sich in eine Längskerbe des Innenrandes von *B* 2 legt, die an der Hinterseite von einer Leiste, an der Vorderseite von einem mit einer Borste besetzten Fortsatz begrenzt wird.

Die vorderen 4 Fußpaare (Fig. 4, 8) haben 2-gliedrige Basalia und 3-gliedrige Außen- und Innenäste; sie sind sehr breit im Verhältnis zur Länge; die Glieder der Äste gehen neben den Borsten an den Außenrändern, z. Th. auch an den Innenrändern in breite Zacken aus; besonders charakteristisch ist aber, dass der größte Theil der Borsten in lange, breitgesäumte und an den Rändern fein gezähnelte Lanzetten umgewandelt ist. *B* 1 trägt eine dicke, reich gefiederte *Si*, die am 4. Fuß kürzer als an den vorderen ist; *B* 2 hat eine dünne, nackte oder schwach gefiederte *Se* und am 1. Fußpaar außerdem eine lanzettförmige *Si*. Die Vertheilung der Borsten an den Ästen ist dieselbe wie bei *Cyclopina* (*Ri* 2 auch am 1. Fuß mit 2 *Si*). Lanzettförmig sind von ihnen außer den *Se* und *St* der Außenäste auch die beiden *Si* von *Ri* 2 des 4. Fußes und ferner alle Borsten von *Ri* 3 und *Re* 3 aller Füße, mit Ausnahme der 4 *Si* von *Re* 3 des 1. Fußes und der ersten (proximalsten) *Si* von *Re* 3 des 2. Fußes; die *St* des 1. Fußes ist außen lanzettförmig, innen gefiedert. Außer den angegebenen Unterschieden in Zahl und Form der Borsten ähneln der 2. und 3. Fuß dem abgebildeten 4.; der 1. Fuß zeigt Unterschiede von den übrigen auch in der Form der Glieder.

Der 5. Fuß (Fig. 13) besteht aus einem kürzeren, 2-gliedrigen Basale und einem längeren Endglied, an dem 3 lanzettförmige und eine nackte Borste sitzen; *B* 2 trägt wie an den vorderen Füßen eine nackte *Se*.

♂ — Die Geschlechter unterscheiden sich in der Größe und im Bau des Abdomens und der vorderen Antennen.

An der Ventralfläche des Genitalsegmentes (Fig. 11, 21), das von *Ab* 2 getrennt ist, münden die Vasa deferentia unter je einem breiten Deckel, an dessen posterolateraler Ecke eine Lanzette, und außen von dieser 2 nackte Borsten sitzen. — Die vorderen Antennen (Fig. 15. 16) sind 16-gliedrig; die Gliedgrenzen sind in der Gegend distal vom dritten Gliede schwierig zu bestimmen und sind an der Unterseite der Antennen noch weniger scharf als an der Oberseite. Die Glieder sind denen der weiblichen Antennen homolog von *Aa* 1 bis 16; die drei letzten Glieder sind als *Aa* 17∼18, 19∼21, 22∼25 aufzufassen; das Kniegelenk liegt zwischen *Aa* 18

und 19. Die mittleren Glieder sind stark verdickt; von den darin liegenden Muskeln entspringt der Beuger in *Aa* 12 und inserirt an *Aa* 19, während der Strecker bereits in *Aa* 6 entspringt, sich mit einem Theil seiner Fasern ebenfalls in *Aa* 12 anheftet (aber an der oberen Gliedwand) und mit dem Haupttheil am proximalen Ende von *Aa* 17~18 inserirt; ein zweiter Beuger für das Endglied) liegt in *Aa* 19~21. Wie bei allen Cyclopiden sind die beiden dicksten Glieder, *Aa* 13 und 14, eigenthümlich gebaut: an der Unterseite der Antennen sind die beiden Glieder scharf getrennt, während an der Oberseite keine Grenze zwischen ihnen sichtbar ist; das liegt hier aber, abweichend von ähnlichen Fällen, nicht daran, dass die Gliedgrenze an der einen Seite undeutlich geworden oder ganz aufgehoben ist, sondern daran, dass von *Aa* 13 nur die zur Unterseite gehörige Hälfte übrig ist und mit derselben sich über *Aa* 14 kappenartig hinaufschiebt; *Aa* 14 articulirt daher an der Oberseite direct mit *Aa* 12. Es bleibt daher zweifelhaft, zu welchem von beiden Gliedern die in der Mitte des Vorderrandes sitzenden Anhänge gehören; die dicke S-förmige Borste (ich fand sie nur bei *r.*; bei *l.* fehlt sie) würde ich indessen nach Analogie anderer Copepoden zu *Aa* 14 rechnen. Außer dieser Borste weichen noch besonders die kleinen, gezähnelten Dornen an den folgenden Gliedern (2 gehören zu *Aa* 15, je 1 zu *Aa* 16 und 17) von den Anhängen der weiblichen Antennen ab. Die Zahl der Ästhetasken ist auf 9 erhöht; dieselben sind viel länger und dicker als der einzige Ästhetask des Weibchens; es gehört je einer zu *Aa* 2, 3, 7, 12, 14, 16, 19, 23, 25.

1. *Euryte longicauda* Philippi.
(Tafel 4.)

Euryte longicauda Philippi 1843 pag. 63, 67 Taf. 3. Sorrento.
Thorellia brunnea Boeck 1864 pag. 25. Karmö.
Cyclops nigricauda, pallidus Norman 1868 pag. 295. Shetland-Ins., Ins. Mull.
Cyclopina clausi Czerniawski 1868 pag. 39 Taf. 1. Schwarzes Meer.
Thorellia brunnea Brady 1872 pag. 8; 1878 pag. 95 Taf. 16; Brady & Robertson 1873 pag. 130, 1876 pag. 196. Großbritannien.
\- - Buchholz 1874 pag. 395. Ost-Grönland.
? - - (var. *antarctica*) G. M. Thomson 1883 pag. 95 Taf. 5. Neu-Seeland.

Thordlia brunnea I. C. Thompson 1887 pag. 65, 1893 pag. 15. Liverpoolbay.

\- - Canu 1892 pag. 181, 1894 pag. 130. Wimereux, Chausey-Ins.

\- - Th. Scott 1899 β pag. 93. Franz-Joseph-Insel.

Rumpflänge ♀ 0,7—1, ♂ 0,55—0,67 mm (Fig. 19, 20). Länge des Vorderrumpfes verhält sich zu der des Hinterrumpfes wie 8 : 7. Analsegment kaum länger als *Ab* 3 (Fig. 20). Furca 6—7 mal so lang wie breit, in der Mitte verschmälert (beim ♀ stärker als beim ♂), $^4/_5$ bis nahezu so lang wie die letzten 3 Abdomensegmente zusammen; die beiden langen Furcalborsten, besonders *St* 2, in der Mitte mit weitläufigen Stachelfiedern, weiterhin mit dichten zarten Fiedern besetzt; *St* 3 platt (Fig. 21). Am Vorderrande des verdickten Mittelstückes der Greifantennen der ♂ (Fig. 15) keine starke S-förmige Borste.

Verbreitung: Europäische Küsten des Atlantischen Oceans von Grönland und Franz-Joseph-Land bis ins Mittelmeer; Schwarzes Meer.

2. *Euryte robusta* n. sp.

(Tafel 4.)

Rumpflänge ♀ 1,1—1,42, ♂ 1,05—1,1 mm (Fig. 1). Länge des Vorderrumpfes verhält sich zu der des Hinterrumpfes wie 8 : 5. Analsegment länger als *Ab* 3. Furca 4 mal so lang wie breit, mit ziemlich parallelen Seitenrändern, höchstens so lang wie die letzten beiden Abdomensegmente zusammen (Fig. 1, 9); die langen Furcalborsten in der Mitte eben so gefiedert wie weiterhin (*St* 3 an der Außenseite dichter als an der Innenseite). Am Vorderrande des verdickten Gliedes der Greifantennen des ♂ eine starke S-förmige Borste (Fig. 16). Die Eiballen enthalten je 10—12 Eier.

Verbreitung: Neapel.

13. Cervinia bradyi Norman M. S. ♂.

(Tafel 3, 4.)

Die Art wurde bisher nur an der englischen (Brady: Oban, Thompson: Liverpoolbay) und schottischen (Th. Scott 1899 α: Firth of Clyde) Küste gefunden. Brady's Beschreibung (1878 pag. 86 Taf. 24 A) ergänzte I. C. Thompson (1893 pag. 11 Taf. 27). Mein ganzes Material aus dem Golfe von Neapel besteht in einem männ-

lichen Exemplare (von der Secca Benta Palumma); aber da die ♂ dieser in ihrer systematischen Stellung früher unrichtig beurtheilten Species (vgl. Giesbrecht 1892 pag. 4) noch nicht bekannt sind, so möchte ich dasselbe beschreiben.

Rumpf (Taf. 3 Fig. 23, 27). Länge 1,1 mm. Fast farblos, cylindrisch. Vorderrumpf kürzer als der Hinterrumpf, breiter aber kaum dicker als derselbe. *Cx*—*Th* 1 kurz. Rostrum unbeweglich, groß, flach, in der Rückenansicht dreieckig, im Profil hakig. Genitaldeckel breit aber kurz, mit je 3 Borsten am äußeren Zipfel; folgende Segmente etwas, Analsegment stark verschmälert; Furca (Taf. 4 Fig. 24) griffelförmig, mit 4 Endborsten; ihre *Si* dorsal, nicht weit von jenen ansitzend; ihre *Se* kurz, nahe hinter der Mitte des Furcalrandes. Abdomensegmente mit zahlreichen Kränzen dreieckiger Spitzen geschmückt; auffällig ist jederseits ein Stachel auf der Rückenfläche des Analsegmentes nahe am Hinterende, zu dem von vorn her ein hyaliner Saum mit einer Reihe kleiner Stacheln führt: vorn zwischen den beiden Säumen mündet der Enddarm.

Zu beiden Seiten des Rostrum ragen die buschigen, gedrungenen vorderen und hinteren Antennen vor; sie verleihen, in Verbindung mit dem dünnen Analsegment und den griffelförmigen Furcalzweigen dem Thiere seinen auffälligen Habitus; ich sah sie eine eigenthümliche Bewegung machen: beide Antennen jeder Seite klappten unaufhörlich gegen die der anderen Seite. Die vorderen Antennen (Taf. 4 Fig. 22), die beim ♀ nach Brady aus 3 dickeren und 4 dünneren Gliedern bestehen, sind in Greiforgane umgewandelt, aber anscheinend in weniger kräftige, als bei vielen anderen Harpacticiden. Sie sind 8-gliedrig; ihre Borsten sind z. Th. dick und mit Stachelfiedern besetzt. Ob und wo das ♀ Ästhetasken hat, ist unbekannt; beim ♂ sitzt je ein langer und sehr dicker am 2., 3. und 4. Glied, und ein dünnerer am Ende des Endgliedes. Nach Thompson trägt das 3. Glied beim ♀ einen 2-gliedrigen, beborsteten Nebenast. Ich habe an der männlichen Antenne nichts dergleichen finden können; aber ganz unerhört scheinen Nebengeißeln an den Vorderantennen der Copepoden nicht zu sein; denn Claus (1863 pag. 19 Taf. 10 Fig. 16) fand an der Antenne einer Siphonostomenart eine 3-gliedrige Geißel, und Boeck (1872 pag. 59) eine 2-gliedrige am 3. Glied der Harpacticide *Metis ignea*. Die hinteren Antennen (Taf. 4 Fig. 23) sind 3-gliedrig, aber in anderer Weise, als Brady angiebt, der das kurze *B* 1 übersah und an der Ansatzstelle der beiden Randborsten des Endgliedes fälschlich eine Glie-

derung annahm. Das große mittlere Glied hat 2 *Si*, das Endglied 2 *Si* und 7 terminale Borsten, von denen eine klein und dünn ist; die übrigen sind steif und mit Stachelfiedern besetzt, mit besonders dicken die beiden äußeren Borsten. Der kleine Exopodit ist 4-gliedrig und trägt 5 sehr fein gefiederte Borsten.

Die Mundtheile sind klein und stehen eng bei einander; der Vergleich mit den Abbildungen, die Brady von denen des ♀ giebt, zeigt, dass sie beim ♂ rückgebildet sind. Von der Mandibellade fand ich nur einen verschrumpften Höcker übrig; die 1. Maxille (Taf. 4 Fig. 26) hat nur kleine Rudimente von Borsten; an der 2. Maxille (Taf. 4 Fig. 28) sind die proximalen Loben fast ganz geschwunden, und der Maxilliped (Taf. 4 Fig. 27), wiewohl gestreckter als beim ♀, entbehrt der kurzen, kräftigen Hakenborsten, die Brady an ihm zeichnet. Vielleicht sind auch die Unterschiede zwischen dem Mandibelpalpus (Taf. 4 Fig. 25) meines ♂ und dem von Brady gezeichneten Geschlechtsmerkmale: bei Brady's ♀ ist der Innenast viel länger als der Außenast, bei meinem ♂ ist das 1. Glied des Außenastes allein schon so lang, wie der Innenast.

Die Basalia des 1.—4. Fußes (Taf. 3 Fig. 24, 26, 28, 29) sind kurz und ziemlich breit, die Äste ziemlich schlank, 3-gliedrig; am 1. und 2. Fuß ragen sie etwa gleich weit hervor, am 3. und 4. Fuß überragt der Außenast den Innenast. *B* 1 hat keine *Si*; *B* 2 hat überall eine kurze *Se* und am 1. Fuß auch eine *Si*. Die Vertheilung der Borsten an den Ästen ist folgende:

	Re 1	*Re* 2	*Re* 3	*Ri* 1	*Ri* 2	*Ri* 3
1. Fuß	1 *Se* 1 *Si*	1 *Se* 1 *Si*	2 *Se* 1 *St* 3 *Si*	1 *Si*	2 *Si*	1 *Se* 4 *Si*
2. -						
3. -			3 *Se* 1 *St* 3 *Si*			1 *Se* 5 *Si*
4. -						1 *Se* 4 *Si*

Die *Se* sind Dornen, nackt oder mit spärlichen Spitzen am Rande; die *Si* von *Re* und zum Theil auch die von *Ri* sind weitläufig gefiederte Schwimmborsten; am 2.—3. Fuß sind jedoch die 3 letzten *Si* von *Ri* 3 pfriemförmig, ähnlich geformt wie die *St* der Außenäste, und am 3. (Fig. 28), stärker noch am 2. Fuße (Fig. 24) ist die *Si* von *Ri* 1 steif und dick. Auch an den Ruderfüßen scheinen Geschlechtsmerkmale vorhanden zu sein, die auffälligsten an *Ri* 1 des 2. Fußes, wo beim ♀ am inneren Rande des Gliedes 2 krumme Dornen sitzen. — Der kleine 5. Fuß (Fig. 25), den Brady nicht auffand, Thompson dagegen beschreibt und abbildet, ist zweigliedrig; das Basalglied hat 1 *Se*, das Endglied 2 terminale Borsten.

14. Enterognathus comatulae, ein neuer Darmparasit.

(Tafel 5.)

Wenn man den Körper von *Antedon rosaceus* (*Comatula mediterranea*) aus dem Kalkbecher heraushebt, ihn mit einer stumpfen Nadel in der Mitte fixirt und dann die Körperwand mit einem scharfen Instrument ringsum aufreißt, so quillt der Darminhalt und mit ihm die darin lebenden Entherognathen hervor. Man findet so außer den geschlechtsreifen Weibchen auch Copepodid-Stadien beider Geschlechter; um die jüngeren Stadien nicht zu übersehen, thut man gut, die hervorgequollenen olivenbraunen Massen mit reinem Meerwasser zu waschen, ehe man sie unter der Lupe durchsucht.

Die Parasiten sind in *Antedon*, die aus einiger Tiefe stammen, weit häufiger als in denen aus seichtem Wasser; durchschnittlich kommt etwa nur 1 Parasit auf ein Dutzend der letzteren, und gelegentlich fand ich in ca. 50 solcher *Antedon* keinen einzigen Parasiten; dagegen beherbergten von den *Antedon*, die z. B. von der Secca di Gajola stammten, mindestens die Hälfte Parasiten. Selten scheint in einem *Antedon* mehr als 1 *Enterognathus* zu leben: doch fand ich einmal in einem Exemplar von der Secca di Gajola deren 4 in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ich habe in den letzten 7 Jahren gegen 1500 *Antedon* auf *Enterognathus* durchsucht, dabei aber eine Abhängigkeit ihres Vorkommens von der Jahreszeit nicht beobachtet; Weibchen mit Eiballen fand ich in allen Monaten.

Während man sich auf die angegebene Weise reife Weibchen und die späteren Copepodid-Stadien beider Geschlechter leicht verschaffen kann, findet man niemals geschlechtsreife Männchen im Darm von *Antedon*. Der Grund davon ist, dass die Männchen mit der letzten Häutung ihre entoparasitische Lebensweise aufgeben und zu der freischwimmenden Lebensweise ihrer ersten Jugendstadien zurückkehren. Um sie mir zu verschaffen, hielt ich größere Mengen von *Antedon* unter passend eingerichteter Circulation und durchsuchte von Zeit zu Zeit das Wasser, indessen ohne Erfolg. Dagegen glückte es mir, aus einem Männchen des V. Copepodid-Stadiums ein reifes Thier zu züchten. Wenn dies gelingen soll, muss der Copepodid seiner letzten Häutung sehr nahe sein; häutet er sich 24 Stunden, nachdem er aus dem Darm seines Wirthes genommen, nicht, so thut er es überhaupt nicht mehr. Die reifen

Weibchen sind viel zäher als diese Copepodide: man kann sie in einer bedeckten Glasschale ohne Circulation viele Tage am Leben halten.

Die Entdeckung des Parasiten ist Herrn Dr. John Beard zu verdanken; er fand ihn, als er hier i. J. 1881 die Entwicklung von *Myzostoma* studirte.

a. Das reife Weibchen.

Färbung. Fast das einzige, was an den Thieren Farbe hat, ist der braune Darminhalt: im Übrigen sind sie bleich, allenfalls schwach gelblich, und ziemlich durchsichtig, wenn das Fettgewebe nicht allzu reichlich entwickelt ist, und die Oviducte nicht zu sehr mit reifen Eiern gefüllt sind: diese Eier sind ganz undurchsichtig, bei auffallendem Lichte weiß. Augenpigment fehlt.

Der Rumpf (Fig. 1) ist biegsam, bedeckt von einer dünnen aber wenig durchlässigen Cuticula, und besitzt die höchste bei Copepoden überhaupt vorkommende Zahl (11) von Segmenten: das Kopfsegment und je 5 für Thorax und Abdomen. Seine Länge von der Stirn bis zum Ende der Furca beträgt 3,8—4,5 mm, wenn sich die Segmente in der normalen Ruhelage befinden, in der sie in Fig. 1 gezeichnet sind; sie können sich indessen weit in einander schieben oder (durch Einwirkung von Reagentien[1]) auch aus einander strecken: über $^1/_4$ der Rumpflänge kommt auf das Abdomen. Die meisten Thiere halten längere Zeit, nachdem sie dem Darm des Wirthes entnommen sind, das vordere Körperende nach rechts oder links gebogen, was wohl auf eine Gewöhnung an die Haltung zurückzuführen ist, welche die Darmkrümmung sie gerade die letzte Zeit hindurch anzunehmen nöthigte. Der Vorderkörper verschmälert sich von der Mitte aus nach beiden Seiten etwas, und auch die dorsoventrale Depression nimmt nach dem Kopfe hin zu. Besonders charakteristisch für den Habitus des Thieres ist es, dass die dorsalen Hinterränder der Thoraxsegmente breite, kragenartig abstehende

[1] Wie immer bei Copepoden, deren Cuticula zugleich zart und wenig durchlässig ist, wirkt auch hier die Diffusion bei Übertragung aus einer Flüssigkeit in die andere oft verderblich auf die Körperform und die Lage der inneren Organe; auf die Undurchlässigkeit der Haut ist es wohl auch zurückzuführen, dass die Thiere, die sich mit Xylol vollständig und leicht durchtränken, trotz tagelangem Liegen im flüssigen Paraffin sich damit nicht vollständig füllen, sondern beim Schneiden leere Räume im Inneren aufweisen. Durch vorheriges Abschneiden einiger Beine lassen sich diese Missstände leicht vermeiden.

Duplikaturen bilden, und dass die Füße, besonders die mittleren 3 Paare, nicht an der Bauchfläche sondern an den Seitenflächen der Segmente artikuliren und desshalb in der Dorsalansicht des Thieres zu beiden Seiten vom Rumpfe abstehen. Die runde Stirn springt zwischen den vorderen Antennen etwas vor; ein Rostrum fehlt jedoch. Das Genitalsegment ist kaum schmäler als das Segment des 5. Fußes, aber sehr kurz; an seinen hinteren Lateralecken, ein wenig dorsal, münden die Oviducte; die Legeöffnungen sind quere Spalte, welche vorn von der kappenförmigen Vorderlippe überdeckt werden; an dieser sitzen, nicht weit vom dorsalen Winkel des Spaltes, 3 winzige Börstchen. Die folgenden Segmente sind beträchtlich schmäler und nur wenig deprimirt. Der After ist ein von der dorsalen etwas auf die hintere Fläche von *Ab* 5 ziehender Längsschlitz ohne Afterdeckel. Die Furca ist gestreckt, cylindrisch, nach dem Ende etwas verjüngt und trägt am Ende (dorsal über dem distalen Rande) je 2 Borsten, von denen die äußere etwas dicker und kürzer als die innere ist.

Beide Antennenpaare machen den Eindruck von rudimentären, beinahe functionslosen Organen; sie sind beide 3-gliedrig, die vorderen (Fig. 8) reichlicher, die hinteren (Fig. 6) spärlich mit schlaffen Borsten versehen (die Endborste der hinteren Antennen, die in der Zeichnung vielleicht den Eindruck eines Hakens macht, ist ebenfalls schlaff).

Der Mundkegel (Fig. 8, 9) tritt in der Profilansicht ziemlich stark hervor; die Lippen sind weich, wulstig und im Stande, ihre relative Lage und in geringerem Grade auch ihre Form zu ändern, so dass der Mund und sein Eingang je nach ihrem Zustande und je nachdem man ihn etwas mehr von vorn oder von hinten ansieht, ein ziemlich verschiedenes Bild darbietet. Der Vorderrand der großen Oberlippe *Ol* beginnt schon zwischen den vorderen Antennen; die Unterlippe *Ul* ist nicht viel schmäler als jene und erhält durch die mediane Kerbe in ihrem Vorderrande oft eine herzförmige Gestalt. Die Seitenlippen *Sl* sind birnförmig und von beträchtlicher Größe. Die einander zugekehrten Theile der Lippen sind theilweise mit sehr feinen Härchen besetzt.

Zwischen Ober- und Seitenlippen schieben sich die Mandibelladen in den Vormund; in situ von der Bauchseite betrachtet (Fig. 8) erscheinen sie stilettförmig, da ihre Ebene in der Transversalebene des Thieres liegt, und man also auf ihre ventrale Kante sieht: in Wahrheit ist ihr Kaufortsatz aber eine ziemlich breite, stark

chitinisirte Lamelle Fig. 7), an deren distalem Rande sich 5 Zähne befinden; unter diesen ist der ventrale der größeste, die 3 mittleren die kleinsten. Das proximale Stück der Mandibellade ist trapezoidisch, ebenfalls stark chitinisirt und trägt auf der ventralen Seite einen kleinen zweigliedrigen Palpus (Fig. 8 *Mdp*), das Rudiment des 2. Basalgliedes und der Äste.

Die vorderen Maxillen (Fig. 8 *Mx* 1) sitzen etwas hinter und seitlich von den Seitenlippen und sind so kurz, dass sie nicht bis an den Mundrand reichen; sie bestehen aus 2 ellipsoidischen Gliedern, von denen das proximale mit 3, das distale mit 2 kurzen Hakenbörstchen versehen ist.

Die hintere Maxille (Fig. 5, 8) besteht aus einem voluminösen Grundgliede und einem kräftigen Endhaken. Ersteres sitzt am Rumpfe mit einer breiten, runden anterolateral etwas verlängerten) Fläche, die vorn fast die Articulationsfläche der Mandibeln berührt und nach hinten fast an die Grenze des Kopfsegmentes reicht; distal nimmt das Glied, entsprechend der Gelenkfläche für den Endhaken, einen mehr dreieckigen Querschnitt an. An der Innenseite des Gliedes finden sich zwei Zipfel, ein kleinerer proximaler, und ein größerer, mit einer Borste versehener distaler: Rudimente der dieser Gliedmaße eigenthümlichen warzenartigen Loben. Auf der hinteren Gliedfläche bemerkt man einen Spalt mit verdicktem Chitinrande, den Eingang in die Maxillendrüse *Gm*. Das Endstück des Hakens ist beweglich abgesetzt, und dicht davor befindet sich eine Zacke.

Der Maxilliped fehlt völlig.

Die 4 vorderen Fußpaare (Fig. 26, 27) sind übereinstimmend und sehr charakteristisch gebaut; doch weicht das erste von den übrigen in so fern ab, als es ventral am Rumpfe articulirt, während das 2.—4. Paar ganz auf die Seitenflächen der Thoraxsegmente rückt, und auch darin, dass es an seinen Ästen etwas reicher mit kleinen Zacken versehen ist. Das Basale ist an allen Paaren breit, zweigliedrig; die Glieder sind geschwollen, und das distale, *B* 2, trägt am Außenrande eine dicke, nackte *Se*, während am inneren Theile des distalen Randes eine kleine steife Borste nur im 1. Paare sitzt. Der Außenast hat die Form einer kräftigen, sichelartig gebogenen Klaue und ist eingliedrig; indessen möchte im 1. Paare das hakenförmige distale Stück gegen das breitere proximale (*Re* 1) doch etwas beweglich sein. Am Außenende der Klaue finden sich Rudimente der Außenranddornen und -Zacken freilebender Arten, die im 1. Paare noch am besten ausgebildet sind, und hinter denen unmittelbar die

Grenze zwischen den verschmolzenen 3 Außenastgliedern anzunehmen ist. Der Innenast ist dagegen zarthäutig, überall zweigliedrig; sein distales Glied ist besonders am 2.—4. Paare dreieckig (die Ecken sind abgerundet; die Spitze des Dreiecks articulirt mit dem proximalen Gliede) und muldenförmig, mit nach hinten gekehrter concaver Fläche; an seinem distalen Rande stehen im 1. Paare 7, im zweiten 5—6 Zacken, die sich im 3. und 4. Paar auf etwa 3 und 2 reduciren; die Zacke am Außenrande des proximalen Gliedes des 1. Paares fehlt den übrigen Paaren.

Auch das abweichend gebaute 5. Fußpaar (Fig. 1 *P* 5 sitzt lateral am Rumpf an; es ist 1-gliedrig, muldenförmig und am Endrande mit 4 nackten Borsten besetzt.

Die Eiballen (Fig. 1 *Eb*) haben die Form von Tannenzapfen; die Eier liegen eng an einander in den Fächern der ziemlich derben Kittmasse; die Eiballen wechseln an Größe ziemlich stark und können jeder bis zu 50 Eiern enthalten; die Figur mag etwa ihre Durchschnittsgröße wiedergeben.

Darm (Fig. 9). Vorder- und Enddarm sind relativ lang; Kalipräparate zeigen, dass die Chitinbekleidung des ersteren etwas über die hintere Grenze des Kopfes, die des letzteren bis zur vorderen Grenze des vorletzten Abdomensegmentes reicht. Die weite Mundhöhle verflacht sich zu einem auf dem Querschnitt V-förmigen Pharynx (*Ph*), der dorsalwärts aufsteigt und unter rechtem Winkel in den Ösophagus umbiegt (*Oe*); an der dorsalen Seite der Beugestelle bildet er eine quere, auf Medianschnitten als dorsal gerichteter Zipfel erscheinende Falte. Der Ösophagus ist in Längsfalten gelegt und kann sich stark erweitern. Den kräftigen Schluckbewegungen des Vorderdarmes entspricht die reich entwickelte Musculatur. Denn eine große Zahl von Dilatatoren (*d.ph*, *d.oe*), die schon an der Mundhöhle beginnen, heften sich an ihn (in der Figur 9 sind nur die der Mediane zunächst liegenden gezeichnet), und eine Reihe kräftiger Sphincteren (*sph.ph*, *sph.oe*) umschließen ihn. Die Dilatatoren durchbohren zum Theil den vorderen und hinteren Abschnitt des Schlundringes. Diejenigen von ihnen, welche sich an die Hinterwand der Mundhöhle und des Pharynx heften, entspringen von einem sehnigen Strang (*l*), welcher zwischen Bauchmark und Darm von einem intermaxillaren Apodem zum anderen zieht. Dieser Strang, auf Schnitten, die ihn längs treffen (Transversal- und Lateralschnitten), sehr auffällig, ist in Kalipräparaten verschwunden; er ist also nicht, wie bei *Myzopontius* (Giesbrecht 1899, pag. 159), chitinisirt. Die erwähnten

Apodeme sind dicke Zapfen; sie steigen dorsalwärts auf und erreichen mehr als $^2/_3$ des dorsoventralen Durchmessers des Kopfes; an sie heften sich kräftige Muskelzüge: ein Doppelmuskel geht an den lateralen Theil der Mandibeln und einer nach der 2. Maxille; ferner entspringen von ihnen die ventralen Längsmuskeln des Rumpfes, die, sich an den Vorderrand des 2. Thoraxsegmentes und der folgenden Segmente heftend, bis an das 2. Abdomensegment ziehen, und endlich jederseits ein Muskel, der sich an den dorsalen Vorderrand des 1. Thoraxsegmentes heftet. — Auch der Mitteldarm ist musculös; er hat feine Ringfasern, die ziemlich dicht an einander liegen, und weitläufigere Längsfasern; sie schienen mir quergestreift zu sein. Seine Epithelzellen sind lange, blasige Zotten, an deren Basis die Kerne liegen.

Die Maxillendrüse (Schalendrüse) ist bekanntlich bei den Arten der Binnengewässer (auch der salinen, vgl. Richard 1892, pag. 154) größer als bei den marinen Arten (besonders ist das Harncanälchen länger); wahrscheinlich ist sie bei allen jenen Arten vorhanden; nachgewiesen wurde sie bei Cyclopiden, Harpacticiden, Centropagiden und von Claus auch bei *Achtheres* (1862 *β*), *Lernaeocera* (1868) und *Lamproglene* (1875 *α*). Gering ist dagegen die Zahl der marinen Arten, bei denen die Maxillendrüse beobachtet wurde: Claus 1877) fand sie bei *Calanus* (vgl. auch Grobben 1880), *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Acartia*, *Centropages*, *Temora*, *Pontella*, *Corycaeus*, also nur bei pelagischen Arten, Mrázek (1895) bei dem ebenfalls pelagischen Begattungsstadium einer Lernäide, wohl von *Pennella*. Sicher haben noch viele andere marine Arten die Drüse, denn sie wurde nur bei wenigen gesucht und ist außerdem klein und schwer zu finden; da jedoch Heider (1879) sie trotz »vieler und eingehender Nachsuchungen« bei *Lernanthropus* nicht fand, so giebt es wenigstens unter den marinen Parasiten Arten ohne Maxillendrüse.

Bei *Enteroguathus* Fig. 8, 2) führt die pag. 64 erwähnte spaltförmige Öffnung an der Hinterseite der hinteren Maxille leicht auf die Spur der Drüse; mit Sicherheit überzeugt man sich von ihrem Vorhandensein aber erst durch Schnitte. Zunächst bemerkt man an Kalipräparaten, dass die Öffnung in ein flaches Chitinrohr führt, welches ziemlich gerade dorsalwärts (ein wenig nach vorn gewendet) aufsteigt und ca. 0,1 mm lang ist. Das Chitin des Rohres ist kräftig genug, um sich auch auf Schnitten, die es etwa senkrecht treffen (also besonders auf Lateralschnitten), leicht verfolgen zu lassen. Das Rohr führt in ein zuerst engeres, dann geräumiges, ringsum ge-

schlossenes, hier und da in Zipfel ausgezogenes Säckchen, das von einer bindegewebigen Membran ausgekleidet ist und sich von den benachbarten, zwischen den Bindegewebemaschen befindlichen Räumen besonders durch die Continuität und Dichtigkeit dieser Membran unterscheidet. Das Säckchen zieht eine kleine Strecke in der Richtung des Chitinrohres weiter, und biegt dann lateralwärts um (Fig. 8 *Gmx*). Lateral-, besser noch Transversalschnitte, welche den lateralen Theil des Säckchens treffen, zeigen es jederseits in Form einer breiten Höhle, die sich von den intermaxillaren Apodemen bis nahe an die laterale Kopfwand erstreckt. An seiner Innenwand liegen hier und da flache Kerne, die sich von denen des benachbarten Bindegewebes nicht zu unterscheiden scheinen; an manchen Stellen liegen aber Kerne in Gruppen oder Reihen neben einander, und über diesen erheben sich Protoplasma-Kuppen. Während in den benachbarten Bindegewebemaschen sich fast immer Gerinnsel, von dem zur Conservirung benutzten Osmium geschwärzt, vorfindet, so ist im Lumen des Drüsensäckchens auf Schnitten kein Inhalt wahrzunehmen. Mehrtägiger Aufenthalt der Thiere in Lösungen von Bismarckbraun und Neutralroth, in denen sie sich ohne Schädigung ihres Befindens intensiv färbten, schien die Drüsen unverändert zu lassen.

Der Zellbelag des Bauchmarks (Fig. 9 *Bm*) reicht bis gegen die Mitte des 2. Thoraxsegmentes; von da flacht es sich zu einem Bande ab, welches sich vor der Ansatzstelle des 2. Fußes in zwei parallele Bänder spaltet; dieselben liegen zunächst nahe bei einander, von einer gemeinsamen Scheide umhüllt, und rücken dann etwas von einander ab; von der hinteren Grenze des 3. Thoraxsegmentes an konnte ich sie nicht weiter verfolgen. Das Netzwerk der Fasern in Gehirn und Bauchmark ist locker, und die Ganglienzellen liegen ziemlich weitläufig. Die relativ geringe Größe des Gehirns erklärt sich aus dem Mangel des Auges.

Das Ovarium (vgl. Fig. 2) liegt dicht vor der hinteren Grenze des 2. Thoraxsegmentes und ist unpaarig; es ist ein transversales Rohr, in dessen kugelig verdicktem, medianem Theile die jüngsten Eizellen eng bei einander liegen, und dessen laterale Stücke mit etwas größeren und etwas weniger dicht gedrängten, aber noch völlig dotterlosen Eizellen gefüllt sind. Das Ovar nimmt etwa $^1/_3$ von dem Querdurchmesser des Segmentes ein und gabelt sich beim Übergang in die Oviducte jederseits in zwei Äste, die in gerade entgegengesetzter Richtung nach vorn und hinten abgehen, so dass sie jederseits ein Längsrohr bilden. Der hintere Ast verläuft in gerader

Richtung neben dem Darm bis hinter die Mitte des 5. Thoraxsegmentes und endigt hier blind; der vordere geht nach vorn bis an die vordere Grenze des 2. Thoraxsegmentes, biegt kurz nach außen und hinten um und läuft dann parallel mit dem blinden Rohr und außen von demselben zur Genitalöffnung. Die Wand der Oviducte ist überall reich an ovalen, flachen Kernen; die der äußeren Äste wird an der hinteren Grenze des 4. Thoraxsegmentes dick und drüsig und umschließt zuweilen eine Masse von Kitt. Abgesehen von diesem, als Kittdrüse dienenden Endabschnitt sind die Oviducte überall von Schnüren junger, dotterloser Eier durchzogen, die kurz nach einer Eiablegung ihren einzigen Inhalt bilden; dann reifen einzelne Eier hie und da heran und nehmen schließlich den größten Theil des Lumens der Oviducte ein; die reifen Eier liegen meist einreihig, nur in den hinteren Stücken der blinden Äste unregelmäßig zweireihig.

Die Begattungsöffnung (Fig. 1 *Bp*) liegt mitten auf der Ventralseite des Genitalsegmentes und ist eine enge Querspalte; sie führt in ein ganz kurzes, dorsalwärts aufsteigendes, flach gedrücktes unpaariges Rohr, welches nach beiden Seiten in je einen engen, zuerst ziemlich geraden, dann etwas geschlängelten Spermaduct (*Spd*) übergeht. Die Spermaducte sind bis nahe an die Oviductmündungen gleich weit, und zwar so eng, dass kaum mehr als ein Spermatozoid sie zu gleicher Zeit passiren kann; ehe sie die Legeöffnungen erreichen, erweitern sie sich plötzlich zu einer Blase (*Rec.s*), welche in die Legespalte (*Orm*), nahe am ventralen Winkel derselben, mündet; die Blasen sind die Receptacula seminis; an den geschnittenen ♀ fand ich sie stets mit den kleinen Kügelchen der Spermatozoiden gefüllt. Kalipräparate zeigen, dass die Leitungswege des Spermas vom Begattungsporus bis zur Mündung in die Legeöffnungen mit Chitin bekleidet sind; dasselbe ist aber an den Receptacula dünner als an den Spermaducten und sieht nach Behandlung mit Kali zerknittert aus.

Die Oviducte sind bereits im IV. Copepodid-Stadium als dünne Stränge zu erkennen; im V. Stadium (Fig. 2) ist das Ovar und die benachbarten Theile der Oviducte mit kleinen dotterlosen Eizellen gefüllt, und die später als Cementdrüsen funktionirenden Stücke der Oviducte (*Cep*) sind verdickt.

b. Copepodid-Stadien des ♀.

Das V. Stadium findet man ziemlich häufig; das IV. und III. sind selten. — Die drei Stadien gleichen dem reifen ♀ in der allgemeinen Form des Rumpfes (Fig. 2 und im Bau der Kopfgliedmaßen und des Mundes, nur dass die beiden proximalen Glieder der vorderen Antennen noch nicht gesondert und die mittleren Zähnchen an der Mandibellade etwas kleiner sind. Ihre Unterschiede bestehen hauptsächlich in der Rumpflänge, der Segmentirung des Abdomens und dem Bau der Füße.

Rumpflänge: Stadium V: 2—2,5, IV: 1,3—1,6. III: 0,9—1 mm. Das Abdomen des V. Stadiums (Fig. 2) ist 4- (*Ab* 4∼5), das des IV. Stadiums 3- (*Ab* 3∼5 gliedrig, wie sich erwarten lässt: dagegen fand ich das Abdomen der 3 Thiere, die mir vom III. Stadium vorliegen, ebenfalls 3-gliedrig, und ich würde sie desshalb als Copepodide des IV. Stadiums ansehen, wenn ihre Thoraxfüße sich nicht auf einem früheren Stadium der Umbildung zu Kriechorganen befänden als die des IV. Stadiums; auch sitzen an der Furca Fig. 3) in der Mitte des Außenrandes und außen von der dicken Endborste deutliche Rudimente von Borsten, die im IV. Stadium kleiner oder nicht mehr vorhanden sind.

Die Thoraxfüße des V. und IV. Stadiums stimmen nahe mit einander überein Fig. 24, 25). Ihre Außenäste zeigen bereits die Form von Klauen, nur sind sie, wie auch die Innenäste, noch reichlicher mit zackenförmigen Borstenrudimenten versehen; am Endgliede der beim reifen ♀ zackenlosen Innenäste des 2.—4. Fußes finden sich 6—7 Zacken, und die Zacken an den Ästen des 1. Fußes und den Außenästen des 2.—4. Fußes sind zwar nicht zahlreicher aber größer als beim reifen ♀. Die Endglieder der Innenäste sind relativ kleiner als bei diesem, aber ebenfalls muldenförmig. Die Thoraxfüße des III. Stadiums (Fig. 22, 23) nun unterscheiden sich von denen der späteren Stadien am auffälligsten dadurch, dass die Außenäste noch nicht die charakteristische Klauenform haben; ihre Endborste ist wenig gebogen und am 1.—3. Fuße auch nicht größer als die benachbarten Borsten; dazu kommt, dass auch an den Innenästen die Zacken viel länger sind als in den späteren Stadien und z. Th. noch wie kurze steife Borsten aussehen. — Der 5. Fuß ist im III. Stadium noch kurz, breiter als lang; hat aber sonst schon Form und Stellung der späteren Stadien.

c. Das reife ♂.

Färbung gelblich-grau, sehr wenig durchsichtig; im ganzen Rumpfe liegen viele, meist farblose Fettkugeln verschiedener Größe; im Kopfe und im Hinterende des Abdomens finden sich auch kleine rostrothe Kügelchen.

Länge des Rumpfes 1,35 mm. Seine Form (Fig. 10) ist durchaus *Cyclops*-artig, und die Thoraxfüße articuliren, wie gewöhnlich, an der Ventralseite des Rumpfes. Die beim ♀ verwischte Grenze zwischen Vorder- und Hinterrumpf fällt hier, wie bei allen Podoplea, deutlich zwischen das 4. und 5. Thoraxsegment. Es sind, wie beim ♀, 11 Rumpfsegmente vorhanden. Der Kopf, das längste von ihnen, ist an der Stirn abgestutzt, und die Stirn biegt ventralwärts in einen dreieckigen Fortsatz über. Sehr weit sind die dicken Pleuren des Kopfes nach der Mitte der Bauchseite zu eingebogen; sie sind mit langen, schlaffen Haaren dicht besetzt. Die vorderen drei Abdomensegmente sind nahezu gleich lang, das fünfte ist ziemlich kurz. An der Ventralseite des Genitalsegmentes (Fig. 13 *Ab* 1) befinden sich zwei bewegliche Deckel, unter denen die Spermatophoren austreten, und an deren Hinterrand 3 Börstchen sitzen. Die Furca (Fig. 10), derjenigen freilebender Arten in der Form ähnlicher als beim ♀, trägt die volle Zahl von 6 Borsten; die *Se* und *Si* sind dünn und kurz; die *Si* ist etwas auf die Dorsal-, die *Se* auf die Ventralfläche gerückt; die 4 *St* sind ziemlich lang und gefiedert; die äußerste von ihnen ist ziemlich weit am Außenrande der Furca vorgerückt, so dass man sie für die *Se* halten würde, wäre eine solche nicht außerdem vorhanden.

Die vorderen Antennen (Fig. 16) sind 6-gliedrig und tragen eine ziemlich große Zahl nackter und nicht sehr langer Borsten; am Endgliede findet sich ein feiner Ästhetask. Die hinteren Antennen (Fig. 17) sind wie beim ♀ dreigliedrig; wie bei diesem sind sie, wenn überhaupt Klammerorgane, nur sehr schwache.

Die übrigen Gliedmaßen des Kopfes fehlen durchaus.

Die 4 ersten Thoraxfüße (Fig. 30, 31) sind normale Ruderfüße; ihre Basalia sind 2-gliedrig, voluminös und musculös; ihre Äste sind 3-glidrige; die *Se* und *Si* der *Re* dorn- oder lanzettförmig und meistens gezähnelt, die übrigen Borsten ziemlich lange Fiederborsten. Die meisten Borsten haben eine etwas knittrige Cuticula. *B* 2 des 1. Fußes trägt eine *Si*; die *Se* von *B* 2 sind kürzer und dünner als beim ♀.

Zahl und Vertheilung der Borsten an den Ästen:

	Re 1	*Re* 2	*Re* 3	*Ri* 1	*Ri* 2	*Ri* 3
1. Fuß	1 *Se* 0 *Si*	1 *Se* 0 *Si*	2 *Se* 1 *St* 3 *Si*	0	0	1 *Se* 4 *Si*
2. -						
3. -	1 *Se* 1 *Si*	1 *Se* 1 *Si*	2 *Se* 1 *St* 5 *Si*	1 *Si*	2 *Si*	1 *Se* 5 *Si*
4. -			2 *Se* 1 *St* 4 *Si*			

Der 5. Fuß (Fig. 13 *P*5) besteht jederseits aus einem kleinen äußeren, mit einer Borste versehenen Zapfen und einem breiteren und dickeren inneren Anhang, an dem ein Börstchen zwischen zwei kleinen Spitzen sitzt.

Da ich nur ein reifes Männchen hatte, konnte ich die innere Organisation nicht untersuchen. Das Auge fehlt, wie beim Weibchen. Von Lippen waren zwar Andeutungen da, aber Mundöffnung und Darm schienen zu fehlen.

d. Copepodid-Stadien des ♂.

Die Rumpflänge des V. Stadiums beträgt etwas mehr als die des reifen ♂; das oben beschriebene ♂ war vor seiner letzten Häutung 1,4 mm lang, und andere ♂ des V. Stadiums fand ich bis zu 1,45 mm.

Die Rumpfform (Fig. 14) unterscheidet sich sowohl von der des ♀, als von der des reifen ♂; von jener durch die Form der einzelnen Segmente, von dieser durch die geringere Länge und größere Breite des Kopfes, von beiden durch die Verjüngung von vorn nach hinten. Im Ganzen ist die Ähnlichkeit mit der Rumpfform des reifen ♂ viel größer, und wie bei ihm sitzen die Thoraxfüße auf der Bauchseite an. Die Segmentirung des Rumpfes weicht von der des reifen ♂ nur darin ab, dass *Ab* 4 und 5 noch verschmolzen sind. Der Kopf hat nicht nur eine andere Form als beim reifen ♂, sondern weicht auch darin ab, dass die Ränder der Pleuren kaum nach der Bauchseite eingebogen (was ja auch durch das Vorhandensein der Mundgliedmaßen ausgeschlossen ist) und nicht mit Haaren bedeckt sind. Die Genitaldeckel an der Bauchseite von *Ab* 1 sind vorhanden, aber sie sind noch nicht beweglich und der Einschnitt zwischen ihnen noch nicht so tief wie später (Fig. 12). Die Furca (Fig. 14) ist in der Form der des reifen ♂ ähnlich, und ihre Borsten sind in der gleichen Zahl vorhanden; aber sie sind kürzer und nackt; *St* 4 steht dem Randende näher und erweist sich unzweifelhaft als terminale Borste.

Die vorderen Antennen (Fig. 18) sind 3-gliedrig; das 2. Glied

entspricht dem 2.—4., das dritte dem 5. und 6. der fertigen Antennen; man sieht die künftige Gliederung bereits angedeutet. Die hintere Antenne weicht von der des reifen ♂ kaum ab.

Die folgenden drei Gliedmaßen, die Mandibeln und beiden Maxillenpaare, sowie der Mundkegel mit seinen Vorder-, Hinter- und Seitenlippen sind in ganz derselben Weise gebaut wie bei den letzten Stadien des ♀. Dagegen zeigen die 4 Fußpaare (Fig. 30, 31) nicht bloß in ihrer ventralen Anheftung sondern auch in ihrem Bau der Hauptsache nach den Typus, den sie beim reifen ♂ haben. Die Gliederung der Basalia und Äste und die Zahl und Vertheilung der Borsten ist die gleiche wie nach der letzten Häutung; nur findet sich an *B* 1 des 4. Fußes eine kurzgefiederte *Si*, die ich beim reifen Thiere nicht auffinden konnte. Die *Se* und *St* des *Re* haben noch nicht Lanzettform und Zähnelung, sondern haben die Form ziemlich gerader, nackter Dornen: die übrigen Borsten sind relativ kürzer und breiter, documentiren sich aber durch ihre Fiederung als zukünftige Schwimmborsten. Die Zacken an den Außenrändern der Glieder von *Ri* und besonders von *Re* sind länger als beim reifen Thier. — Der 5. Fuß (Fig. 12) hat nahezu die gleiche Form wie später.

Thiere, die in das V. Stadium seit längerer Zeit getreten sind, besitzen einen nahezu fertig entwickelten Genitalapparat und reife Spermatophoren im Genitalsegment (Fig. 12); derselbe ist von einem solchen Thiere in Fig. 14 dargestellt und dürfte auch wohl von dem des völlig reifen ♂ ein zutreffendes Bild geben.

Der Rumpf ist im IV. Stadium (Länge 0,9—1 mm) ähnlich gebaut wie im V., nur plumper, weniger stark nach hinten zu verjüngt; die Schwimmfüße sind zwar vollkommen der Ventralseite des Thorax angefügt, aber die Basalia der einzelnen Paare divergiren stärker von einander, so dass man in der Dorsalansicht des Thieres (Fig. 15) die Äste der Füße, wenigstens an den hinteren, schmäleren Segmenten, zu beiden Seiten hervorragen sieht. Das Abdomen (Fig. 11) ist dreigliedrig, entsprechend der allgemeinen Formel für das IV. Stadium: *Ab* 1, 2, 3∼5. Am Genitalsegment finden sich Andeutungen der Genitaldeckel in jederseits einem kleinen, mit einem Börstchen versehenen Vorsprung. Die Furca (Fig. 15) hat zwar im Ganzen ihre spätere Gestalt, doch ist sie stärker nach hinten zu verschmälert; ihre 6 Borsten sind kurz; die 4 *St* gleichen kleinen Stacheln; die *St* 2 ist länger und dicker als die anderen.

Die vorderen Antennen (Fig. 19) sind 2-gliedrig; die Grenze

fällt zwischen das 4. und 5. Glied der fertigen Antennen. Die übrigen Gliedmaßen des Kopfes (Fig. 20, 21) sind denen des folgenden Stadiums sehr ähnlich.

Die 4 Thoraxfüße (Fig. 28, 29) haben 2-gliedrige Äste; *Re* 2 und 3 und *Ri* 2 und 3 sind noch nicht getrennt. Die Außenäste des 1. und 2. Fußes sind nach innen übergebogen, so dass sie ihre Außenränder abwärts kehren. Die Borsten sind ziemlich alle angelegt; doch sind sie kurz, nackt, die proximalen an den Innenrändern der Äste sind erst winzige Spitzen oder fehlen auch ganz. Die im folgenden Stadium vorhandene, beim reifen Thiere wiederum verschwundene *Si* an *B* 1 des 4. Fußes fehlt. — Das 5. Fußpaar (Fig. 11 *P* 5) hat dieselbe Borstenzahl wie im V. Stadium; aber die mediane Lücke zwischen den beiden Füßchen ist breiter, die beiden Vorsprünge, aus denen jedes besteht, sitzen enger bei einander.

e. Biologisches.

Bewegung. Das Locomotionsbedürfnis der Weibchen und Jungen von *Enteroguathus* ist gering, da sie mitten in ihrer Nahrung sitzen; ihre Fußmusculatur ist ziemlich schwach, und die Bewegungen, die man sie außerhalb ihres Wohnorts machen sieht, sind langsam und träge. Gleichwohl müssen sie im Darm des Wirthes gelegentlich wandern, schon weil sie sonst durch den After hinausbefördert werden würden, und ihre Locomotionsorgane sind in der That auch vorzüglich dem Aufenthalt in einem engen, mit weichen Massen angefüllten Raume angepasst. Diese Anpassung zeigt sich in der reichen Segmentation des wurmförmigen Rumpfes, der Fähigkeit der Rumpfsegmente, sich stark in einander zu schieben, der seitlichen Stellung der Thoraxfüße am Rumpfe und der Umbildung ihrer Außenäste zu starken, nach hinten gekrümmten Klauen und ihrer Innenäste zu Schaufeln, die ihre concave Fläche ebenfalls nach hinten kehren. Wahrscheinlich drückt der Parasit zunächst die Klauen der vorderen Fußpaare gegen die Darmwand des Wirthes, zieht die Rumpfsegmente in einander, stemmt dann die Klauen der hinteren Füße in die Darmwand und streckt den Rumpf, indem er für die vorderen Füße weiter nach vorn gelegene Stützpunkte benutzt. Vielleicht dienen auch die Haken der hinteren Maxillen gelegentlich zur Fixirung des Vordertheiles des Rumpfes; für gewöhnlich aber klammert er sich wohl nicht damit an; denn beim Aufreißen der Darmwand pflegt er mit dem Inhalt herauszufallen und erst nach

einer Weile mit den Maxillenhaken nach einem Darmfetzen zu haschen, an den er sich klammern könnte. Der 5. Fuß dient nicht als Locomotionsorgan, sondern lediglich zum Schutze der Eiballen; da er sich wie eine Decke von vorn her über sie legt, hindert er, dass sie abreißen, während das Weibchen sich durch den Darminhalt zwängt.

Die obige Beschreibung der Thoraxfüße der einzelnen Stadien zeigt, dass das reife ♀ am besten an seinen Wohnort hinsichtlich der Locomotion angepasst ist (Fig. 26, 27); das V. und IV. Copepodid-Stadium (Fig. 24, 25) steht dem reifen ♀ hierin wenig nach; die Füße des III. Stadiums (Fig. 22, 23) sind dagegen noch Übergangsformen zwischen Schwimm- und Kriechorganen, wenn sie schon recht wohl als letztere functioniren können. Im II. Stadium, gegen dessen Ende *Enterognathus* ♀ in den *Antedon* einwandern dürfte, besitzen die Füße jedenfalls noch Schwimmborsten, und so schreitet beim Weibchen die Umwandlung der Locomotionsorgane aus Schwimmorganen zu Kriechorganen stetig fort. Anders beim ♂. Ich habe leider keine ♂ des III. Stadiums gefunden[1], aber die Füße des IV. Stadiums (Fig. 28, 29) zeigen in der Kürze und Fiederlosigkeit ihrer Borsten und in der Stellung der Außenäste der vorderen Paare deutliche Anpassung an kriechende Locomotion. Die Umwandlung der Schwimmfüße der ersten Copepodid-Stadien in Kriechfüße macht aber mit dem IV. Stadium Halt oder vielmehr Kehrt: die Füße des V. Stadiums (Fig. 30, 31) bekommen gestreckte Äste mit noch kurzen und schwach befiederten Borsten, und die des reifen ♂ (Fig. 32, 33) sind typische Schwimmfüße. Die endgültige Bestimmung der Füße des ♂, als Schwimmorgane zu functioniren, unterdrückt also den Einfluss der Umgebung: obwohl die männlichen Copepodide unter ganz denselben Existenzbedingungen leben wie die weiblichen, ist die Anpassung ihrer Locomotionsorgane an diese Bedingungen doch nur unvollkommen und vorübergehend. Es fragt sich nur, warum an den Füßen der ♀ sich die Innenäste zu Schaufeln, die Außenäste zu Klauen umbilden mussten, während doch die ♂ ihre Entwicklung bis zur Reife unter genau den gleichen Existenzbedingungen ohne diese Umbildungen durchzumachen im Stande sind.

Nahrung. Der Darminhalt des Parasiten unterscheidet sich

[1] Dass die ♂ des III. Stadiums den ♀ desselben zum Verwechseln ähnlich seien, glaube ich nicht; an dem 5. Fuß wird man sie unterscheiden können.

von dem des Wirthes nur dadurch, dass er mehr Flüssigkeit und weniger und kleinere feste Brocken enthält. *Enterognathus* schlürft also den Darminhalt des *Antedon*, hauptsächlich den flüssigen Theil desselben, und zerkleinert die mit in den Mund eintretenden Brocken mit den Mandibelladen. Es wäre möglich, dass die Haken der hinteren Maxillen dazu dienen, größere Brocken herbeizuholen und wie einen auszudrückenden Schwamm gegen die Lippen des Mundes zu pressen. Die zahlreichen Muskeln der Mundhöhle und des Ösophagus ermöglichen die sehr kräftigen Schluckbewegungen.

Mund und Mundgliedmaßen, Nahrungsaufnahme und Darminhalt sind bei den Copepodiden beider Geschlechter eben so beschaffen wie beim reifen Weibchen. Nach Analogie der Locomotionsorgane sollte man meinen, dass das freie Leben der reifen ♂ auch auf den Bau der Ernährungsorgane seiner Copepodidstadien rückwirkenden Einfluss haben müsse. Dass das nicht der Fall ist, hat seinen Grund darin, dass das reife ♂ zwar Schwimmorgane aber keine Ernährungsorgane braucht; dieselben sind wie bei vielen anderen (auch freilebenden) Copepoden rückgebildet, und zwar bis zum völligen Ausfall. Die drei Phasen im postembryonalen Leben der Männchen von *Enterognathus*: freischwimmende erste Copepodid-Stadien — entozoische spätere Copepodid-Stadien — freischwimmendes Reifestadium ohne Nahrungsaufnahme — erinnern an den Lebensgang der Monstrilliden, die dieselben drei Phasen, aber in beiden Geschlechtern, durchmachen.

Fortpflanzung. Da das Männchen gerade in dem Augenblick, wo es copulationsfähig wird, aus dem Wirth auswandert, weil es unfähig geworden ist, in demselben weiter zu leben, so fragt sich, wie es mit dem als Entoparasit weiterlebenden Weibchen zur Begattung zusammenkommt. Ich kann darüber nur Vermuthungen äußern. Nach dem Bau der reifen Männchen scheint es mir zunächst ausgeschlossen, dass dieselben in andere *Antedon* schlüpfen und in deren Darm nach Weibchen suchen. Es ist vielmehr anzunehmen, dass die Weibchen zu einer gewissen Zeit ihres Lebens aus dem Darm des *Antedon* hervorkriechen und, an das Afterrohr oder sonst außen am Körper des Wirthes angeklammert, das Männchen zur Begattung erwarten. Da ich bei einem anderen Ascidicoliden, bei *Notopterophorus*, einen Zusammenhang zwischen der Begattung und der Reifehäutung des ♀ nachweisen konnte (1882*a*), so möchte ich annehmen, dass auch die ♀ von *Enterognathus* kurz vor oder nach der Reifehäutung zur Begattung hervorkriechen. In

der That habe ich einmal auf einem aus dem Becher gehobenen, aber völlig unverletzten *Antedon*-Körper ein kurz vor der Häutung befindliches ♀ des V. Stadiums mit den hinteren Maxillen angeklammert gefunden (sein Darm war fast leer).

Wenn die Reifehäutung wirklich einen Reiz für das ♀ bildet, aus dem Darm des *Antedon* hervorzukommen und draußen zu verweilen, bis es begattet ist, so ist doch kaum anzunehmen, dass dieser Reiz sich später wiederholt, etwa durch Leerung der Receptacula seminis. Mit der Annahme, dass die ♀ nur ein Mal begattet werden, würde übereinstimmen, dass ich niemals ein ♀ mit Spermatophoren traf. Bemerkenswerth ist, dass das ♂ kein Organ besitzt, mit dem es sich während der Copulation an das Weibchen anklammern könnte.

f. Systematische Stellung des Genus.

Die trotz der entozoischen Lebensweise vollständige Segmentirung des Rumpfes, die wenn auch nur kurzen) kragenartigen Duplicaturen am Hinterrande der Thoraxsegmente, die kauenden Mundtheile, der Bau der weiblichen Genitalorgane und der Dimorphismus der reifen ♀ und ♂ in Bau und Lebensweise verweisen *Enterognathus* unter die Ascidicolidae (Canu). Er schließt sich an diejenigen Genera dieser Familie an, welche die Eier nicht in einem von Duplicaturen der Rumpfhaut gebildeten Brutraum sondern in Form von freihangenden Eiballen, nur beschützt durch das 5. Fußpaar, tragen, und unter diesen wiederum näher an diejenigen, die im weiblichen Geschlecht jede Fähigkeit zu schwimmen und damit die Fiederborsten an den Thoraxfüßen verloren haben, und deren Kopfgliedmaßen in unvollständiger Zahl vorhanden sind; das sind die Genera *Enterocola*, *Aplostoma* und *Enteropsis*. Mit diesen drei Genera stimmt *Enterognathus* ♀ überein: in dem Besitz von Eiballen, in der Verkürzung der vorderen und hinteren Antennen und der geringen Zahl ihrer Glieder, in der allgemeinen Form der 2. Maxille, dem Mangel des Maxillipeden und den kurzen, statt mit Fiederborsten, nur mit Häkchen versehenen Ästen des 1.—4. Fußes. Von jenen Genera unterscheidet sich *Enterognathus* ♀: durch die schärfere Trennung der Rumpfsegmente, die Sonderung des Genitalsegmentes vom folgenden Segment, den Besitz einer kräftigen, mit starken Zähnen besetzten Mandibellade, die seitliche Verschiebung der Thoraxfüße und die Hakenform ihrer Exopoditen. *Enterognathus* ♂ stimmt mit *Enterocola* und *Aplostoma* (auch mit dem nur

als ♂ bekannten *Agnathaner*) in seiner *Cyclops*-artigen Rumpfform und dem Besitz von schwimmfähigen Thoraxfüßen überein, weicht dagegen durch den Mangel aller Gliedmaßen zwischen den hinteren Antennen und Thoraxfüßen von ihnen ab.

Neben diesen morphologischen Ähnlichkeiten und Unterschieden zwischen *Enterognathus* und den stärker degenerirten Ascidicoliden bestehen solche auch in biologischer Hinsicht.

Die Arten der Familien Notodelphyidae, Doropygidae, Buproridae, Schizoproctidae, Kossmechtridae, Enterocolidae, Enteropsidae, welche Canu mit Recht zu der einzigen Familie der Ascidicolidae zusammenfasste, sind bisher ausschließlich in Ascidien, einfachen und zusammengesetzten, gefunden worden, und zwar sind sie fast die einzigen Copepoden, welche in diesen Wirthen leben; nur wenige Lichomolgiden (wie es scheint auch Asterocheriden) theilen ihren Wohnort. Dies Verhalten stimmt mit dem der übrigen parasitischen Copepoden überein: die einzelnen Gruppen der Parasiten pflegen an Gruppen von Wirthen gebunden zu sein, deren Mitglieder unter sich ebenfalls näher verwandt sind; die Beschränkung der unter einander verwandten Parasiten auf einander nahestehende Wirthe ist im Allgemeinen um so strenger durchgeführt, je stärker parasitisch jene sind, während die schwimmfähigen Lichomolgiden und Asterocheriden ihre Nahrung von sehr verschiedenartigen Wirthen beziehen. Es ist daher bemerkenswerth, dass *Enterognathus* als Mitglied einer Familie, die auch in ihren schwimmfähigen Mitgliedern ausschließlich auf Ascidien beschränkt ist, in einem so ganz verschiedenartigen Wirthe lebt. Aber trotz der Verschiedenartigkeit der Wirthe ist gerade hinsichtlich des Aufenthaltes und der Lebensweise eine auffällige Ähnlichkeit von *Enterognathus* mit anderen Ascidicoliden nicht zu verkennen. Die wenigen Darmparasiten nämlich, die es unter den Copepoden überhaupt giebt, gehören ausschließlich der Familie der Ascidicolidae an; es sind die Species von *Botachus*, *Ascidicola* und *Enterocola*; *B.* lebt im Enddarm, *E.* und auch wohl *A.* im Magendarm der Wirthe. Wesentlich verschieden ist die Lebensweise der Darmparasiten von der der Kiemenparasiten der Ascidien nicht; denn jene sind wie diese (im Gegensatz zu den blutsaugenden Kiemenparasiten der Fische) Commensalen: Beiden dient die Speise der Wirthe zur Nahrung, den Darmparasiten in einem vorgerückteren Stadium der Verdauung als den Kiemenparasiten. *Botachus* und *Ascidicola* kauen die Faeces der Ascidie vor dem Verschlucken, während der mandibellose *Enterocola* den Darminhalt seiner Wirthe einfach einschlürft.

So erweist sich also *Enterognathus* auch hinsichtlich der Lebensweise, trotz der Verschiedenartigkeit seines Wirthes, als Mitglied der Ascidicolidae. Nur darin unterscheidet er sich von den anderen Darmparasiten, dass er in beiden Geschlechtern seine Entwicklung im Darm des Wirthes durchmacht und nur die reifen Männchen freischwimmend werden; dagegen leben von *Botachus*, *Ascidicola* und *Enterocola* nur die reifen Weibchen im Darm der Wirthe; die reifen ♂ und Copepodide beider Geschlechter von *B.* dagegen halten sich im Kiemensack auf (Giesbrecht, 1882 *a*), und das scheint auch für *E.* der Fall zu sein (von *A.* sind sie nicht bekannt); die reifen ♂ von *Enterocola* (Canu, 1892, pag. 105) sind wie die von *Enterognathus* gute Schwimmer.

Dass *Notodelphys* sich leicht an den relativ geräumigen und geschützten Aufenthalt in Phallusien gewöhnte, kann man sich vorstellen; eben so, dass *Doropygus* und andere Arten an solch bequemem und mit Nahrung versorgtem Wohnort von ihrer Beweglichkeit verloren, und die anatomischen Verhältnisse der Ascidien erlaubten *Botachus* und *Enterocola* auch leicht den Übergang aus dem Kiemensack in den Darm. Aber für die Parasiten von *Antedon* liegt die Möglichkeit, sich allmählich aus schwimmfähigen Commensalen in nur noch kriechende Darmbewohner umzuwandeln, nicht vor; daher vermuthe ich, dass *Enterognathus* nicht direct von einer freischwimmenden Art, sondern von einem bereits stärker umgebildeten Bewohner von Ascidien abstammt.

Litteraturverzeichnis.

Brady, G. St., **1899.** On the marine Copepoda of New Zealand. in: Trans. Z. Soc. London Vol. 15 pag. 31—54 Taf. 9—13.

Claus, C., **1893.** Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von *Cyclops*. in: Arb. Z. Inst. Wien 10. Bd. pag. 283—356 Figg. 7 Taf.

Mrázek, Al., **1895.** Über *Baculus* Lubb. und *Hessella* Br. Ein Beitrag zur Anatomie der Lernäiden. in: Sitz. Ber. Ges. Wiss. Prag Math. Nat. Cl. Nr. 44 17 pagg. Taf.

Scott, Th., **1899** *a*. Notes on the recent gatherings of Microcrustacea from the Clyde and the Moray Firth. in: 17. Ann. Rep. Fish. Board Scotland pag. 249—272 Taf. 10—13.

—— **1899** *β*. Report on the marine and freshwater Crustacea from Franz-Josef-Land, collected by Mr. William S. Bruce, of the Jackson-Harmsworth Expedition. in: Journ. Linn. Soc. London. Vol. 27 pag. 60—126 Taf. 3—9.

Timm, R., **1894**. Copepoden und Cladoceren. in: Wiss. Meeresuntersuch. Comm. Wiss. Unt. D. Meere Kiel (2) 1. Bd. pag. 363—404 Taf. 5, 6.

Die Titel: Boeck 1864, 1872, Brady 1872, 1878, 1880, 1880 *α*, 1891, Brady & Robertson 1873, 1876, Braun 1888, Buchholz 1874, Claus 1862, 1862 *β*, 1863, 1868, 1875 *α*, 1877, Czerniawski 1868, Giesbrecht 1881, 1882, 1882 *α*, Gourret 1889, Grebnitzky 1873—74, Grobben 1880, Heider 1879, Norman 1868, Philippi 1843, Richard 1892, Thompson 1887 finden sich citirt in Giesbrecht, W., 1892, Systematik und Faunistik der Pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel; in: Fauna Flora Golf. Neapel 19. Monographie pag. 810 ff. — die Titel: Canu 1892, 1894, Th. Scott 1894, Th. & A. Scott 1893, 1893 *β*, Thompson 1893, Thomson 1883 siehe in Giesbrecht, W., 1899, Die Asterocheriden des Golfes von Neapel; ibid. 25. Monographie pag. 205—206.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 2—5.

Aa Glieder der vorderen Antennen
Ab Abdomen-Segment
Aes Aesthetask
Ant Antenne
B Basale, Basipodit
Bm Bauchmark
Bp Begattungsporus
Ce Kopf
Cep Cementdrüse
d.oe Dilatatores oesophagi
d.ph Dilatatores pharyngis
Eb Eiballen
Fu Furca
Geh Gehirn
Gmx Maxillardrüse
l Ligament
L Lobus
Le, *Li* Außen-, Innen-Lobus
Md Mandibel
Mdp Mandibelpalpus
Mx Maxille
Mxp Maxilliped
Oe Ösophagus
Ol Oberlippe
Ov Ovar
Ovd Oviduct
Ovm Mündung der Oviducte
P Bein
Ph Pharynx
Re Außenast, Exopodit
Rec.s. Receptaculum seminis
Ri Innenast, Endopodit
Sdo, *Se*, *Si*, *St* dorsale, äußere, innere, terminale Borste
Sl Seitenlippen
Spd Spermaduct
sph.oe Sphincteren des Ösophagus
sph.ph Sphincteren des Pharynx
Spph Spermatophore
T Testis
Th Thorax
Ul Unterlippe
vd Vas deferens
∼ verschmolzen.

Tafel 2.

Pterinopsyllus, pag. 46.

Fig. 1. *egregius* ♀, dorsal. Vergr. 75.
Fig. 2. - ♀, Mandibel. Vergr. 375.
Fig. 3. - ♀, Maxilliped. Vergr. 375.
Fig. 4. - ♀, Furca, ventral. Vergr. 150.
Fig. 5. *insignis* ♀, Furca, dorsal. Vergr. 225.
Fig. 6. *egregius* ♀, 2. Antenne. Vergr. 375.
Fig. 7. - ♀, 1. Maxille. Vergr. 375.
Fig. 8. - ♀, vordere Segmente des Abdomens. Vergr. 150.
Fig. 9. - ♀, 1. Antenne. Vergr. 375.
Fig. 10. - ♀, 2. Maxille. Vergr. 375.
Fig. 11. sp. ♂, 1. Antenne, Unterseite. Vergr. 375.
Fig. 12. *egregius* ♀, 1. Fuß. Vergr. 225.
Fig. 13. *insignis* ♀, 4. Fuß, Endopodit. Vergr. 375.
Fig. 14. sp. ♂, 4. Fuß, Endopodit. Vergr. 375.
Fig. 15. *egregius* ♀, 4. Fuß. Vergr. 225.
Fig. 16. sp. ♂, 1. Fuß, Endopodit. Vergr. 375.
Fig. 17. sp. ♂, dorsal. Vergr. 110.
Fig. 18. *illustris* ♀, 4. Fuß, Endopodit. Vergr. 225.
Fig. 19. *egregius* ♀, 5. Fuß. Vergr. 225.
Fig. 20. sp. ♂, 5. Fuß und Genitalsegment. Vergr. 225.
Fig. 21. *insignis* ♀, 5. Fuß. Vergr. 375.
Fig. 22. *illustris* ♀, 5. Fuß. Vergr. 225.

Tafel 3.

Cyclopina ♀ Fig. 1—22, pag. 40; *Cervinia* ♂ Fig. 23—29, pag. 58.

Fig. 1. *Cy. litoralis*, dorsal. Vergr. 90.
Fig. 2. - - Abdomen. Vergr. 180.
Fig. 3. - - 1. Antenne. Vergr. 300.
Fig. 4. - - 2. Antenne. Vergr. 300.
Fig. 5. - - 4. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 6. - - Mandibel. Vergr. 300.
Fig. 7. - - Furca. Vergr. 180.
Fig. 8. - - Furca. Vergr. 180.
Fig. 9. - - 1. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 10. - - 2. Maxille. Vergr. 300.
Fig. 11. - - 5. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 12. - - Maxilliped. Vergr. 300.
Fig. 13. - - 1. Maxille. Vergr. 300.
Fig. 14. *Cy. elegans*, 1. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 15. - - 4. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 16. - - 1. Antenne (ohne Borsten). Vergr. 500.
Fig. 17. - - 5. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 18. - - Genitalsegment. Vergr. 300.
Fig. 19. - - 2. Antenne. Vergr. 300.
Fig. 20. - - Furca. Vergr. 180.
Fig. 21. - - lateral. Vergr. 120.
Fig. 22. - - dorsal. Vergr. 120.

Fig. 23. *Ce. bradyi*, dorsal. Vergr. 90.
Fig. 24. - - 2. Fuß, Endopodit. Vergr. 300.
Fig. 25. - - 5. Fuß. Vergr. 500.
Fig. 26. - - 4. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 27. - - lateral. Vergr. 90.
Fig. 28. - - 3. Fuß, Endopodit. Vergr. 300.
Fig. 29. - - 1. Fuß. Vergr. 300.

Tafel 4.

Euryte Fig. 1—21, pag. 52; *Cercinia* 5 Fig. 22—28, pag. 58.

Fig. 1. *E. robusta* ♀, dorsal. Vergr. 65.
Fig. 2. - - ♀, Mund. Vergr. 200.
Fig. 3. - - ♀, Maxilliped, Vorderfläche. Vergr. 200.
Fig. 4. - - ♀, 4. Fuß. Vergr. 200.
Fig. 5. - - ♀, Mandibel. Vergr. 200.
Fig. 6. - - ♀, Genitalsegment, ventral. Vergr. 135.
Fig. 7. - - ♀, - lateral. Vergr. 135.
Fig. 8. - - ♀, 1. Fuß. Vergr. 200.
Fig. 9. - - ♀, Furca, ventral. Vergr. 135.
Fig. 10. - - ♀, 2. Antenne. Vergr. 200.
Fig. 11. - - ♂, Hinterrumpf, ventral. Vergr. 135.
Fig. 12. - ♀, 1. Antenne. Vergr. 200.
Fig. 13. - - ♀, 5. Fuß. Vergr. 200.
Fig. 14. - - ♀, 1. Maxille. Vergr. 200.
Fig. 15. *E. longicauda* ♂, 1. Antenne (ohne Anhänge). Vergr. 335.
Fig. 16. *E. robusta* ♂. 1. Antenne, Unterseite. Vergr. 200.
Fig. 17. *E. longicauda* ♀, 1. Maxille. Vergr. 335.
Fig. 18. *E. robusta* ♀, 2. Maxille. Vergr. 200.
Fig. 19. *E. longicauda* ♀, dorsal. Vergr. 65.
Fig. 20. - - ♀, Hinterrumpf, ventral. Vergr. 135.
Fig. 21. - - ♂, - - Vergr. 200.
Fig. 22. *C. bradyi*, 1. Antenne. Vergr. 300.
Fig. 23. - - 2. Antenne. Vergr. 300.
Fig. 24. - - Furca, dorsal. Vergr. 150.
Fig. 25. - - Mandibel. Vergr. 500.
Fig. 26. - - 1. Maxille. Vergr. 500.
Fig. 27. - - Maxilliped. Vergr. 500.
Fig. 28. - - 2. Maxille. Vergr. 500.

Tafel 5.

Enterognathus comatulae, pag. 61.

Fig. 1. ♀. Dorsalansicht. Vergr. 35.
Fig. 2. ♀, V. Copepodid-Stadium. Vergr. 35.
Fig. 3. ♀, III. - - Furca. Vergr. 135.
Fig. 4. ♀, Genitalsegment, ventral (Kalipräparat). Vergr. 65.
Fig. 5. ♀, 2. Maxille, Hinterfläche. Vergr. 335.
Fig. 6. ♀, 2. Antenne. Vergr. 335.

Fig. 7. ♀, Mandibellade. Vergr. 335.
Fig. 8. ♀, Mund und Kopfgliedmaßen in situ. Vergr. 200.
Fig. 9. ♀, Medianschnitt durch den Kopf. Vergr. 135.
Fig. 10. ♂, Dorsalansicht. Vergr. 65.
Fig. 11. ♂, IV. Copepodid-Stadium, Hinterrumpf, ventral. Vergr. 135.
Fig. 12. ♂, V. - - Genitalsegment, ventral. Vergr. 135.
Fig. 13. ♂, Genitalsegment, ventral. Vergr. 135.
Fig. 14. ♂, V. Copepodid-Stadium, Dorsalansicht. Vergr. 65.
Fig. 15. ♂, IV. - - - Vergr. 100.
Fig. 16. ♂, 1. Antenne. Vergr. 135.
Fig. 17. ♂, 2. Antenne. Vergr. 135.
Fig. 18. ♂, V. Copepodid-Stadium, 1. Antenne. Vergr. 200.
Fig. 19. ♂, IV. - - 1. - Vergr. 200.
Fig. 20. ♂, IV. - - 2. - Vergr. 200.
Fig. 21. ♂, IV. - - Mandibellade. Vergr. 200.
Fig. 22. ♀, III. - - 1. Thoraxfuß. Vergr. 200.
Fig. 23. ♀, III. - - 4. - Vergr. 200.
Fig. 24. ♀, IV. - - 1. - Vergr. 165.
Fig. 25. ♀, IV. - - 4. - Vergr. 165.
Fig. 26. ♀, Reife-Stadium, 1. - Vergr. 165.
Fig. 27. ♀, - - 4. - Vergr. 165.
Fig. 28. ♂, IV. Copepodid-Stadium, 1. - Vergr. 200.
Fig. 29. ♂, IV. - - 4. - Vergr. 200.
Fig. 30. ♂, V. - - 1. - Vergr. 200.
Fig. 31. ♂, V. - - 4. - Vergr. 200.
Fig. 32. ♂, Reife-Stadium, 1. - Vergr. 165.
Fig. 33. ♂, - - 4. - Vergr. 165.

Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.

Von

Victor Faussek
in Petersburg.

Mit Tafel 6—10 und 11 Figuren im Text.

Die Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden begann ich während meines ersten Aufenthaltes in Neapel, 1892, und veröffentlichte bereits damals einen Theil der Resultate. Später widmete ich demselben Thema den größten Theil der Zeit, die ich 1895—96 in der Zoologischen Station zu Neapel zubrachte. Die Resultate dieser meiner Arbeit erschienen 1897 russisch, im 28. Bande der Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft zu Petersburg. Dank der Liebenswürdigkeit der Redaction dieser Zeitschrift kann ich sie jetzt auch einem weiteren Leserkreise zugänglich machen. Im Voraus sei aber bemerkt, dass diese Arbeit nur die etwas freie Übersetzung des russischen Textes bietet und desshalb die ganze Litteratur nach der 2. Hälfte des Jahres 1897 nicht berücksichtigt.

Es ist nicht meine Absicht, auf den folgenden Seiten eine embryologische Monographie zu geben; durchaus nicht alle Organsysteme habe ich gleichmäßig bearbeitet, einige sogar gar nicht berücksichtigt. Die Beobachtungen der früheren Autoren, vor Allem Bobretzky's, sind in mehreren Beziehungen so erschöpfend, dass ich sehr oft ihre Angaben nur zu wiederholen haben würde. Dies halte ich für unnöthig und beschränke mich desshalb hier auf die Darstellung meiner eigenen Funde, während ich die bekannten Thatsachen nur so weit anführe, wie es mir für die Klarheit der Darstellung unbedingt nöthig zu sein scheint. Der Leser findet daher keine Angaben über die Entwicklung der äußeren Form des Embryos, über die Bildung des Mantels, der Kiemen, der Arme, des

Trichters, der Schalendrüse, der Otocysten, über die späteren Stadien des Darmes etc. Eben so wenig lasse ich mich auf die Besprechung der frühesten Stadien und der Furchung näher ein und verweise hierüber auf Watase und Vialleton.

Endlich habe ich es auch nicht für unbedingt nöthig erachtet, die Geschichte jeder Frage zu erörtern und die Litteratur völlig zu geben; vielmehr citire ich nur die Autoren, deren Arbeiten in directer Beziehung zur meinigen stehen, und übergehe die, z. B. von Ussow, Metschnikoff, Brooks, die entweder schon veraltet sind und nur noch historisches Interesse haben, oder die von mir untersuchten Fragen nicht berühren.

Meine Arbeit ist daher nur eine Ergänzung zur bekannten Monographie von Bobretzky und bringt zu dieser nur die Berichtigungen und neuen Thatsachen, die in den letzten 20 Jahren durch die Erweiterung der Technik und des zoologischen Wissens überhaupt als möglich und nothwendig erschienen. Die Arbeit von Bobretzky — ein Muster wissenschaftlicher Forschung — hat mir beständig vorgeschwebt, und ich konnte nichts Besseres thun, als, meinen Kräften gemäß, ihren Verfasser in der Gewissenhaftigkeit und Pünktlichkeit der Beobachtung und in der Vorsicht seiner Folgerungen nachzuahmen. Die reichen Resultate Bobretzkys, die besonders hervortreten, wenn man sie mit denen seiner Vorgänger vergleicht, verdienen um so mehr Bewunderung, wenn man bedenkt, dass das Schneiden sich zu jener Zeit (in der Mitte der 70er Jahre) noch in der Kindheit befand und die Vollkommenheit, wie im Laufe des nächsten Decenniums, noch lange nicht erreicht hatte.

Von der Anstalt, wo diese Arbeit ausgeführt wurde, kann ich nur mit tiefstem Dank reden. Die Zoologische Station zu Neapel ist schon so weltbekannt geworden, und ihre Verdienste werden überall so gewürdigt, dass es hier überflüssig sein würde, über die reichen Hilfsmittel und bequemen Einrichtungen, die dort die auswärtigen Zoologen finden, zu sprechen. Für eine angenehme Pflicht halte ich es aber, an dieser Stelle meine Anerkennung für die mir stets auf das Liebenswürdigste gewährte Hilfe allen dortigen Herren auszusprechen.

Über die Reihenfolge meiner Darstellung. In der Entwicklung von *Loligo* kann man zur einfacheren Darstellung vier Perioden unterscheiden:

1. Periode von der Bildung des Blastoderms bis zu dem Stadium, das in Fig. 657 von KORSCHELT's Lehrbuche abgebildet ist (Textfigur 1). Die Anlagen der Augen, Otocysten, Kiemen und des Mantels sind erst an der Oberfläche angedeutet (Fig. 1). Die Embryonen sind noch oval und vom äußeren Dotter nicht getrennt. Die Augenstiele treten eben erst hervor, der Rumpfsack ist kaum vom übrigen Embryo gesondert. In diese Periode fällt die Bildung der Schalendrüse und der Anlage des Mitteldarms, des Nervensystems, der Augen und der Otocysten.

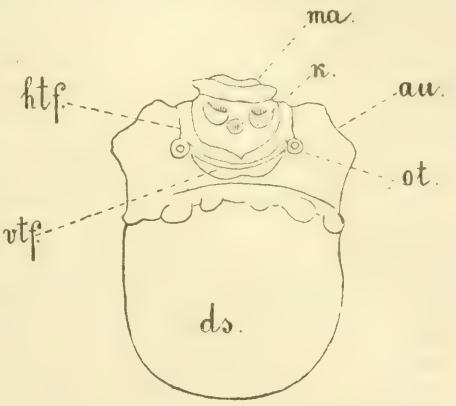


Fig. 1. Stadium von *Loligo vulgaris*, aus KORSCHELT & HEIDER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. *ma* Mantel, *ds* Dottersack, *au* Augen, *k* Kiemen, *ot* Otocyste, *vtf*, *htf* vordere u. hintere Trichterfalten.

2. Periode bis zur Ausbildung des Embryos, wie er in Fig. 2 aussieht. Der Embryo sondert sich vom äußeren Theile des Dotterorgans; die Augenstiele ragen seitlich stark hervor; der Rumpf sondert sich vom Kopf und wächst nach hinten aus; der Trichter ist noch nicht zu einem Rohre geworden. In diese Periode fällt die Anlage der Blutgefäße und des Cöloms, d. h. der Niere und des Pericards.

3. Periode bis zu dem Stadium, das in Fig. 3 abgebildet ist. Der Embryo wächst und wird zuletzt ungefähr so lang wie der äußere Dottersack; in der Form ist er schon ganz dem erwachsenen Thiere ähnlich. Die Augenstiele ragen nicht so stark

Fig. 2. Stadium von *Loligo vulgaris* aus KORSCHELT & HEIDER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. *m* Mantel, *ds* Dottersack, *au* Augen, *vtf*, *htf* vordere u. hintere Trichterfalten, *rt* Retractor des Trichters.

hervor und werden von den Hautfalten umwachsen. Der Trichter ist ausgebildet. In den Augen und den Chromatophoren tritt Pigment auf. Die Pericardialhöhle erreicht den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Im hinteren Abschnitt des inneren Dotters degeneriren die Zellkerne in charakteristischer Weise.

Fig. 3. Stadium von *Loligo vulgaris*, aus KORSCHELT & HEIDER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. *m* Mantel, *a* Augen, *tr* Trichter.

4. Periode bis zum Ausschlüpfen des Embryos. Diese Eintheilung in vier Perioden ist selbstverständlich ganz künstlich, da in Wirklichkeit die Entwicklung allmählich und ohne jegliche Metamorphose verläuft. Desshalb muss man auch bei der Darstellung oft die Grenzen der Perioden überschreiten und entweder vorausgreifen oder zu schon Gesagtem zurückkehren. Es schien mir aber doch vortheilhafter zu sein, meine Darstellung nach den Stadien zu gestalten, als die andere, bei den Embryologen ebenfalls verbreitete Methode zu wählen, nämlich die Entwicklung der Organe einzeln zu beschreiben. Im letzteren Falle muss man ja für jedes Organ immer wieder zum Anfang zurückkehren und seine Umwandlungen im Laufe der ganzen Entwicklung ohne jeglichen Zusammenhang mit den anderen Organen verfolgen. Es unterliegt nun gar keinem Zweifel, dass die Anlagen verschiedener Organsysteme während jeder Periode in Beziehung zu einander stehen: kein Organ entwickelt sich unabhängig von den anderen, sondern alle hängen streng von einander ab, obwohl die Gesetze dieses Zusammenhanges uns vollkommen unbekannt sind. Die Entwicklungsgeschichte nach Stadien giebt uns eigentlich die Anatomie des Embryos während dieser Perioden. Die rationellste Methode würde vielleicht die sein, die beiden Darstellungsweisen zu vereinigen, d. h. zuerst die Stadien, dann die Entwicklung der Organe zu beschreiben, wie das auch oft genug geschieht, z. B. in der Arbeit REICHENBACH's über die

Entwicklung des Flusskrebses. In einer Arbeit wie der meinen aber, die keine monographischen Zwecke verfolgt, würden wir uns auf solche Art zu lange bei schon bekannten Thatsachen aufhalten.

Nur in einem Falle habe ich die von mir gewählte Methode verlassen: ein eigenes Capitel ist dem Auge zu Theil geworden. Wenn ich nämlich die Angaben über seine Entwicklung bei der Beschreibung der Stadien gemacht hätte, so würden wohl die wenigen neuen Thatsachen, die ich über seine Entwicklung gefunden, zu stark zerbröckelt und an den verschiedensten Stellen meiner Arbeit zerstreut worden sein.

Über die Orientirung des Embryos. Bei der Beschreibung der Körpertheile werde ich im Anschluss an Grobben die Bezeichnungen gebrauchen, die der normalen Lage des erwachsenen, sich bewegenden Thieres entsprechen. Die Oberseite ist also die, wo die Schale liegt, die Unterseite, wo sich Mantel- und Kiemenhöhle befinden, das vordere Körperende das Kopfende, das ihm gegenüberliegende das Hinterende. Diese Bezeichnung entspricht zwar nicht der morphologischen Bedeutung der Körperseiten, zeichnet sich aber durch große Einfachheit und Bequemlichkeit aus. Die Ausdrücke ventral und dorsal werden dabei vollständig vermieden, um keine Verwirrung in die Darstellung zu bringen. Im Vergleiche zu anderen Mollusken wird ja bei den Cephalopoden die Dorsalseite durch ihre Oberseite, Hinterseite und einen Theil der Unterseite vorgestellt — die Anwendung dieser Ausdrücke würde folglich zu Verwirrungen führen. Nach der von mir angenommenen Bezeichnung sind die Embryonen mit ihrem Vorderende dem Dotter zugewandt und wachsen hauptsächlich nach hinten aus; das Hinterende grenzt sich dabei scharf vom Kopfe ab.

Technische Bemerkungen. Als Material dienten mir die Eier von *Loligo vulgaris* und *L. marmorae*, theilweise auch von *Sepia officinalis*. Ich verfügte ferner über die Eier von *Sepiola*, *Argonauta* und *Octopus vulgaris*, aber von der ersteren Species waren ihrer nur wenige, und die von *A.* und *O.* bieten, obwohl sie ohne Schwierigkeit zahlreich zu bekommen waren, solche technische Schwierigkeiten dar, besonders bei der Ablösung der Eimembran, dass ihre Untersuchung keine so günstigen Resultate verspricht wie die von *Loligo*. Nach einigen misslungenen Versuchen gab ich es denn auch vollständig auf, ihre Entwicklung zu untersuchen, und begnügte mich fast ausschließlich mit dem reichen Materiale, das mir *Loligo* bot.

Zum Fixiren diente mir Chromsäure (1% mit 5 Tropfen Acidum aceticum glaciale auf je 100 ccm), Kleinenberg's Flüssigkeit Pikrinschwefelsäure), Sublimatlösung (rein oder mit Essigsäure), Mayer's Pikrinsalpetersäure, Perényi's Gemisch von Chromsäure, Salpetersäure und Alcohol. Alle gaben sie im Großen und Ganzen genügende Resultate, am häufigsten verwendete ich die drei letzten Flüssigkeiten. Sublimatlösung wirkte ausgezeichnet, besonders was die Conservirung der Kerntheilungsfiguren betrifft, gab aber nicht immer dieselben Resultate: in einigen Fällen schrumpften die Eier, ohne dass ich die Ursache davon hätte finden können. Perényi's Gemisch conservirte die Theilungsfiguren schlechter, gab dagegen gute Bilder von den ruhenden Kernen und Zellgrenzen.

Die Mischung von Pikrin- und Salpetersäure nach P. Mayer, die sowohl die Mitosen, als auch die Zellen gut conservirte, hatte für die frühen Stadien noch einen großen Vortheil — dass sich nämlich die Eier leichter vom Schleime befreien lassen. Bei *Loligo* stecken sie bekanntlich zu mehreren Dutzenden in einer gemeinsamen Gallerthülle und bilden so wurstförmige Körper von einigen Centimetern Länge. Vor der Fixirung nun zerzupfte ich die Gallerte mit Nadeln, um sie so viel wie möglich fortzuschaffen; Eier mit jungen Embryonen aber aus den Kapseln ganz rein und ohne Verletzung herauszunehmen, ist beinahe unmöglich (später gelingt es ohne große Schwierigkeiten, da die Gallerte ihre Beschaffenheit ändert). Die Eier kamen also in das Fixirgemisch, wenn auch bedeutend gereinigt, so doch immer noch durch den Schleim zu mehreren verklebt. Im Alcohol aber erhärtet letzterer dermaßen, dass sich die Eier aus ihm nicht leicht, und nur indem ein bedeutender Procentsatz zu Grunde geht, herauslösen lassen. Hatte ich sie hingegen mit Pikrinsalpetersäure fixirt, so färbte ich sie sofort mit der Hülle, indem ich sie aus dem Alcohol direct in Hämalaun überführte. Hierin blieben sie 24 Stunden, kamen dann auf 24 Stunden in 1%ige Alaunlösung: dabei wurde die Gallerte wieder weich, verlor aber ihre Zähigkeit und Klebrigkeit so sehr, dass sich die Eier nun aus ihr ohne große Mühe schälen ließen. Die anderen Gemische zeigten diese vortheilhafte Änderung der Gallerthülle nicht, und daher habe ich die frühen Stadien stets mit Pikrinsalpetersäure fixirt. Zudem behält dabei der Dotter, der sich in der Alaunlösung ganz entfärbt, von der Pikrinsäure einen gelblichen Ton bei, der zur Unterscheidung der Grenzen zwischen Dotter und Zellplasma sehr geeignet ist. Die erwähnte Eigenschaft der Pikrinsalpetersäure hätte mir

vielleicht auch die Untersuchung der Eier von *Octopus* erleichtert, leider aber lernte ich sie erst kennen, als sich kein frisches Material von solchen Eiern mehr beschaffen ließ.

Zur Färbung benutzte ich Borax-Carmin nach Grenacher, Carmalaun und Hämalaun nach P. Mayer. Für die älteren Embryonen combinirte ich öfter Hämalaun mit Anilinfarbstoffen Eosin in gesättigter wässeriger Lösung, Orange-G in Wasser und Alcohol verschieden stark gelöst). Obgleich die Anilinfarbstoffe keine specifischen Färbungen gaben (nur der körnige Inhalt der drüsigen Zellen von Hoyle's Organ wurde von ihnen intensiv gefärbt), so riefen sie doch einen recht vortheilhaften optischen Contrast hervor, was die Untersuchung der Präparate öfters erleichterte.

Bei der Anfertigung von Schnitten zerbröckelt der Dotter; dies ist besonders hinderlich bei den jüngeren Stadien, wo der Plasmatheil des Eies im Vergleiche zum Nährdotter noch klein ist. Aber selbst später ändert der Dotter im Gegensatz zu dem einiger anderen Thiere hier seine Beschaffenheit nicht im geringsten, sondern bleibt bröckelig. So wird das langweilige und zeitraubende Bestreichen des Objectes mit Collodium vor jedem Schnitte unumgänglich. Die Einbettung in Photoxylin und Paraffin nach der Methode von Mitrofanoff (Arch. Z. Expér. Tome 3 1896) gewährte mir keine Vortheile — der Dotter blieb bröckelig; vielleicht war aber das Photoxylin nicht besonders gut.

I.

Erste Periode.

Die Hülle des Dotterorgans (das Dotterepithel, membrane périvitelline). Der Darm der Cephalopoden entwickelt sich aus zwei Anlagen: aus dem Stomodäum, das durch eine Einstülpung des Ectoderms entsteht und die Mundhöhle, die Speicheldrüsen und den Oesophagus liefert, und aus dem Mesenteron, aus welchem Darm, Magen, Leber und Tintenbeutel entstehen. Ein Proctodäum, d. h. der hintere, aus einer Ectodermeinstülpung entspringende Darmabschnitt, existirt bei den Cephalopoden überhaupt nicht.

Die Entwicklung des Stomodäums spielt sich so klar und deutlich ab und ist schon von Bobretzky (2) so genau geschildert worden, dass ich den Angaben dieses Forschers nur Weniges hinzuzufügen

habe. Die Entwicklung des Mesenterons hingegen war bis jetzt in vielen Beziehungen strittig und unklar.

Wie bekannt, tritt die Anlage des Darmes an der Unterseite des Embryos unter der embryonalen Mantelfalte, zwischen den Kiemenanlagen auf, und zwar sehr spät, wenn schon eine ganze Reihe von Anlagen verschiedener Organe vorhanden ist: das Stomodäum bereits als ziemlich tiefe Einstülpung vorliegt, die Schalendrüse sich zum Schließen vorbereitet und die Augengruben bereits geschlossen sind. Was nun die Zellenelemente betrifft, so bemerken wir in dem unmittelbar vorhergehenden Stadium folgende (Taf. 6 Fig. 12 u. 13):

1) eine Ectodermschicht, die hinten, wo aus ihr die Schalendrüse entsteht, ein einschichtiges Epithel ist, vorn dagegen, im Bereiche der Kopflappen, bedeutende mehrschichtige Verdickungen bildet:

2) eine Mesodermschicht, die unter dem Ectoderm liegt und aus gleichgestalteten Zellen besteht. Die Vertheilung der Mesodermzellen im Embryo ist ungleichmäßig: sie fehlen beinahe gänzlich unter der Schalendrüse und den Ectodermverdickungen der Kopflappen; um die Schalendrüse herum aber bilden sie eine Anhäufung, besonders stark an der Unterseite des Embryos, wo der Darm und andere Eingeweide sich bilden werden. Diese Vertheilung hat übrigens besonders genau und eingehend bereits Vialleton beschrieben;

3) unter dem Mesoderm und unmittelbar am Dotter liegt eine dünne Zellschicht; sie bildet eine Hülle um den Dotter (Dotterhülle von Bobretzky, membrane périvitelline von Vialleton, Dotterepithel von Korschelt und ist bis jetzt ein wichtiger Streitpunkt in der Frage nach den Keimblättern der Cephalopoden.

Alle Autoren sind sich darüber einig, dass die untere Zellschicht erst an der Peripherie der nach der Furchung den plasmatischen Eipol bedeckenden Keimscheibe erscheint. Letztere besteht nach Vialleton und Watase aus vielen kleinen Blastomeren und aus einem Kranze größerer Zellen, deren Plasma nicht scharf begrenzt ist, sondern unmittelbar mit dem dünnen plasmatischen Überzuge des ungefurchten Eitheils zusammenfließt. Diese großen Segmente sind Reste der Plasmafurchung und werden von Vialleton Blastocoenen genannt und ganz richtig mit den Entodermmakromeren von *Nassa* verglichen. Aus ihnen geht nach V. die Dotterhülle hervor: durch die Theilung der Blastomeren entsteht ein von der Peripherie nach dem Centrum hin wachsender Mesodermring, wogegen

die Theilung der Blastoconen Zellen liefert, die mit der plasmatischen Eihülle zusammenfließen, so dass eine in einer dünnen plasmatischen Schicht liegende Kerngruppe resultirt. Später bedeckt die Keimscheibe, an der Eioberfläche wachsend, von oben her die Dotterhülle die ihrerseits sich unter den Zellen der Keimscheibe und auch außerhalb derselben weiter erstreckt, allmählich den ganzen Dotter umhüllt und ihn vom Embryo trennt. Somit sind nach V. Mesoderm und »membrane périvitelline« verschiedenen Ursprungs, und die letztere entsteht aus den Furchungszellen, die den Dottermakromeren der Gastropoden entsprechen, ist folglich ganz und gar entodermal.

Korschelt hält, obwohl er selbst das erste Auftreten der Dotterhülle nicht beobachtet hat, die Dotterhülle ebenfalls für unzweifelhaft entodermal, glaubt aber, dass sie aus der gemeinsamen Zellenanlage entsteht, die sich von der Peripherie der Keimscheibe zum Centrum ausbreitet und eine »Mesoentodermanlage« vorstellt. Die untere, dem Dotter anliegende Zellschicht dieser Anlage liefert später das »provisorische und das definitive Entoderm« (d. h. Dotterepithel und Darmanlage).

Die Furchung der Cephalopoden habe ich nicht studirt, vielmehr fangen meine Beobachtungen da an, wo die zweischichtige Keimscheibe im Centrum aus einer einzigen Ectodermzellenschicht besteht, an der Peripherie hingegen verdickt ist, wobei unter dem Ectoderm schon 1—2 Schichten Mesodermzellen bemerkt werden können. Alle Autoren stimmen darin, dass das Mesoderm von der Peripherie nach dem Centrum hin wächst, mehr oder minder überein, und Taf. 6 Fig. 6 zeigt eine Keimscheibe, wo an der Peripherie die Mesodermbildung und das Auftreten der ersten Elemente der Dotterhülle sichtbar werden.

Die den oberen Eipol wie ein Uhrglas umhüllende Keimscheibe umwächst allmählich den Dotter, in dessen plasmatischem Überzuge die von den Elementen der Keimscheibe vollständig unabhängigen Kerne liegen. An der Peripherie der Keimscheibe, wo das Mesoderm aufhört, zieht aber das Ectoderm noch weiter und besteht hier aus ganz flachen und nach dem Dotterpole hin ausgezogenen Zellen; unter diesen zeigt sich stellenweise der plasmatische Überzug des Eidotters, d. h. manchmal irgend eine Zelle der membrane périvitelline. Es ergiebt sich somit ein Bild, das der von Vialleton geschilderten Umwachsung des Blastoconenrings durch die aus ihm entstandenen Ectodermzellen der Keimscheibe vollständig entspricht (Taf. 6 Fig. 6—10).

Fig. 9 stellt den Rand der Keimscheibe dar, wo das Ectoderm bei seinem Vordringen den Dotter umwächst; man sieht unter den flachen peripherischen Ectodermzellen eine Zelle mit einem großen und schwach tingirten Kerne; diese gehört zur membrane périvitelline und ist ohne Zweifel nur ein Abkömmling der letzten großen Makromeren, der Blastoconen Vialleton's. Meine Figur 9 nun ähnelt in so hohem Grade der Abbildung von Vialleton, die die Umwachsung der von Blastoconen entstandenen Zellen durch das Ectoderm zeigt, dass ich auch hier einen ganz übereinstimmenden Process zu finden überzeugt bin. Es handelt sich dabei um eine typische Epibolie. Von den Mesodermzellen ist die von mir abgebildete Zelle zu weit entfernt, um aus ihnen entstanden sein zu können; übrigens ist auch in der Keimscheibe, von der die Zeichnung herrührt, die Mesodermbildung erst in ihren Anfangsstadien.

Auf Fig. 9 sehen wir die Dottermembranzelle so zu sagen in statu nascendi, d. h. wie sich eine der peripheren Furchungszellen, ein Derivat der Blastoconen, in eine Dottermembranzelle verwandelt. Ihr ziemlich großer, runder Kern liegt in einer beträchtlichen Plasmamasse. Sobald aber die soeben entstandenen Dottermembranzellen sich von der Peripherie nach dem Centrum hin verschieben, indem sie sich unter der Keimscheibe vermehren, tritt auch sogleich ihre Deformation auf (s. Fig. 7, die nach demselben Präparate wie Fig. 9 gezeichnet ist).

Etwas später giebt es schon mehr Dottermembranzellen, und dabei ist auch ihre Deformation beträchtlicher. Ihre Kerne sind meistens in die Länge gezogen, unregelmäßig eckig, manchmal sogar dünnen, unregelmäßig cylindrischen Stäbchen ähnlich; sie tingiren sich nur sehr schwach und unterscheiden sich bedeutend von den Mesodermzellenkernen. Die Plasmaschicht um diese Kerne ist sehr dünn, und die Grenzen der Dottermembranzellen, die bei Bobretzky, Korschelt und Watase als scharfe biconvexe Linsen abgebildet sind, war ich gar nicht im Stande zu erkennen. Nach meiner Auffassung liegt an der Dotteroberfläche unter den Zellen der Keimscheibe eine ununterbrochene dünne Plasmaschicht — eine dünne Plasmamembran; sie ist leicht zu beobachten, wenn sich die Zellen der Keimscheibe durch die Reagentien contrahiren und etwas vom Dotter abheben (Fig. 10, 11). Dann trennt sich auch die Plasmamembran leicht vom Dotter und wird deutlich; sie verdickt sich zwar etwas um ihre Kerne, dass sie aber entsprechend diesen Kernen in Fragmente zerfalle, lässt sich wenigstens den Schnitten nach nicht

mit Sicherheit behaupten. Die stäbchenähnliche Form der Kerne und die Feinheit ihrer Plasmaschicht machen den Eindruck, als ob die Zellen sich nur mit Mühe durch den höchst engen Raum zwischen Keimscheibe und Eidotter durchdrängen, so dass die Zellen ganz dünn werden und auf den Schnitten nicht mehr von der Plasmaschicht, auf oder in der sie kriechen, unterschieden werden können: zugleich werden ihre Kerne platt und röhrenförmig.

Die Mesodermzellen hingegen (Taf. 6 Fig. 11) sind groß, scharf begrenzt, plasmareich, mit großen typischen, chromatinreichen Kernen; sowohl im Ectoderm, als auch im Mesoderm giebt es beständig Mitosen. In den Dottermembranzellen hingegen habe ich trotz Vialleton nie Kerntheilungsfiguren beobachtet.

Mithin sind die Mesodermzellen und die Zellen der Dottermembran im Allgemeinen grundverschieden, und nichts kann als Beweis dafür dienen, dass die letzteren aus den ersteren entstehen. Zwischen den großen saftigen Mesodermzellen mit ihren normalen Kernen und den flachen, mit einander zusammenfließenden Dottermembranzellen mit ihren deformirten Kernen giebt es gar keine Übergänge. Wenn sich bei der Behandlung mit Reagentien die Keimscheibe vom Dotter abhebt, so hat man deutlich vor sich einerseits die großen Mesodermzellen, andererseits den plasmatischen Dotterüberzug mit seinen schwach tingirten Kernen. Niemals aber zeigt sich ein Übergang von den einen zu den anderen.

So haben mich denn meine Beobachtungen zu der Überzeugung geführt, dass Korschelt's Ansicht vom Entstehen der Dottermembranzellen (Dotterepithelzellen) durch Differenzirung der unteren Zellschicht des unteren Keimblattes (des Mesoderms) fehlerhaft sei: die Dottermembranzellen erscheinen zuerst an der Peripherie der Keimscheibe ganz unabhängig von den Mesodermzellen, wie Vialleton richtig beschrieben hat. Wahrscheinlich ist seine andere Beobachtung, dass nämlich die Dottermembranzellen aus den großen peripherischen Furchungselementen (Blastoconen) entstehen, ebenfalls richtig.

Besonders deutlich ist der plasmatische Dotterüberzug an den mit Pikrinsalpetersäure fixirten und mit Hämalaun tingirten Präparaten, denn der Dotter behält von der Pikrinsäure her einen hellgelben Farbenton und unterscheidet sich daher schärfer von der Plasmaschicht, als an den mit Sublimat fixirten Präparaten, wo er ganz farblos bleibt.

Unmittelbar vor dem Erscheinen der Mitteldarmanlage erreicht

die Dottermembran ihre volle Entwicklung: sie umhüllt nicht nur den von der Keimscheibe bedeckten Theil, sondern auch den übrigen Dotter. Nun tritt noch deutlicher die dünne Plasmaschicht auf dem Dotter hervor, in dem die Kerne ziemlich weit zerstreut sind. Diese Kerne sind ziemlich groß, länglich, mit 1 oder 2 stark tingirten Kernkörperchen, sonst aber arm an Chromatin. Ihre Größe unterliegt bedeutenden Schwankungen: manche dürfen im Vergleiche zu den Zellkernen der Keimsche Ribeesenkerne genannt werden, daneben kommen aber auch bedeutend kleinere vor. Wie auch die weitere Entwicklung beweist, theilen sich ohne Zweifel die Kerne der Dottermembran energisch, jedoch habe ich Mitosen, die doch sonst bei den Cephalopodenembryonen gewöhnlich sehr gut hervortreten, nie bemerkt und muss folglich hier die Kerntheilung amitotisch geschehen lassen.

Nach VIALLETON (l. c. p. 247) theilen sich die Kerne der Dottermembran mitotisch, wenn die Keimscheibe die Dottermembran zu umwachsen und die Kerne dieser Membran sich unter den Zellen des Embryo zu vertheilen beginnen.

Vom Stadium der Fig. 9 habe ich nur wenige Präparate und darf daher, obgleich sie mir gar keine Mitosen in der Dottermembran zeigen, dennoch die Angabe von VIALLETON nicht unbedingt für verfehlt halten. Später aber kommen in diesen Kernen Mitosen bestimmt nie vor.

Folglich bestätigen meine Beobachtungen vollkommen die Schilderung VIALLETON's, nach der die membrane périvitelline, oder die Dottermembran, eine Art Plasmodium aus vielen Zellen ist, die zur leichteren Resorption des Dotters beitragen. Wie wir später sehen werden, betheiligen sie sich am Aufbaue des Embryos nicht; sie haben schon ihre histogenetischen Eigenschaften verloren und behalten nur eine trophische Bedeutung — einmal an der Dotteroberfläche als dünner Überzug ausgestreckt, vermögen sie diese nicht mehr zu verlassen und sich wieder an die Elemente der Keimscheibe anzuschließen.

Die Anlage des Mitteldarmes. Die Frage nach der Entwicklung des Mitteldarmes bei den Cephalopoden ist eine von denen, wo die Ansichten der Autoren diametral aus einander gehen. In der That sind alle überhaupt möglichen Antworten darauf gegeben worden: der Darm sollte ectodermalen WATASE u. A. oder entodermalen VIALLETON, KORSCHELT oder endlich mesodermalen (BOBRETZKY) Ursprungs sein. Dem neuen Forscher bleibt folglich nur zu entscheiden übrig, welche von diesen Meinungen die richtige sei; die Uneinigkeit der früheren Autoren weist aber schon genügend darauf

hin, dass die Sache schwer zu entscheiden und zu deuten ist, während z. B. über die Entwicklung des Vorderdarmes Alle derselben Meinung sind. Es liegt nun nicht in meiner Absicht, weder hier, noch weiter unten einen detaillirten historischen Überblick zu geben, und auch in den Citaten werde ich mich mit dem Allernothwendigsten begnügen. Desshalb werde ich auch die Arbeiten von Girod und Watase, deren Ansicht vom ectodermalen Ursprung des Mitteldarmes auf groben Beobachtungsfehlern beruht und schon von Korschelt genügend widerlegt ist, bei Seite lassen und nur Bobretzky, Vialleton und Korschelt berücksichtigen.

Bobretzky (2) schildert das Erscheinen der Mitteldarmanlage in folgender Weise. Wenn das Stomodäum schon eine ziemlich tiefe Einstülpung, und die Schalendrüse noch nicht geschlossen ist, liegt an der unteren Seite des Embryos etwas vor der Mantelanlage als kleiner Vorsprung des Keimstreifens der Analhügel. »Vorher erscheint der Analhügel als eine unbedeutende continuirliche Verdickung des mittleren Keimblattes; nun bemerken wir aber in ihm eine kleine Höhlung, die dicht an der Oberfläche des Dotters liegt und einerseits von der Dottermembran begrenzt ist, andererseits vom oberen Keimblatte durch die ziemlich dicke Zellenmasse des mittleren Keimblattes getrennt wird. Die weitere Entwicklung zeigt, dass diese Höhlung die Mitteldarmanlage oder die primäre Darmhöhle vorstellt. Ihre Lage an der Grenze des Dotters giebt uns einen Hinweis darauf, wie sie entstanden ist: augenscheinlich dadurch, dass die Zellenmasse des mittleren Keimblattes sich hier von der Dottermembran ablöst und über ihr ausbiegt. Die die primäre Darmhöhle unmittelbar begrenzenden ovalen Mesodermzellen beginnen sich zu einer einzigen Schicht zu gruppiren, indem sie sich mit ihrem längeren Durchmesser mehr oder minder senkrecht zur Oberfläche stellen und allmählich den Charakter von Cylinderepithelzellen annehmen« (l. c. p. 20). Für besonders seltsam hält hierbei Bobretzky die äußerst späte Abtrennung des Darmdrüsenblattes, wesswegen die primäre Darmhöhle bei ihrem ersten Erscheinen den Eindruck macht, als ob sie unmittelbar vom mittleren Blatte begrenzt sei; später nimmt die innere Schicht dieses Blattes allmählich den Charakter eines Cylinderepithels an und gestaltet sich nach und nach zum Darmdrüsenblatte« (l. c. p. 21). Die Möglichkeit der Entstehung der Mitteldarmanlage aus der Dottermembran weist er kategorisch zurück: »nie und nirgends geht die epitheliale Zellschicht des primären Darmes in die Dottermembran über, sondern legt sich nur überall

daran an l. c. p. 22). Da er weiter von der Entstehung des Epithels des Darmes aus dem »Entoderm« spricht, so bildet sich folglich nach Bobretzky das Entoderm durch Differenzirung der innersten, dem Dotter aufliegenden Zellenlage des »zweiten Keimblattes«, das also vor der Trennung der Darmanlage das mit dem Mesoderm verbundene Entoderm vorstellt.

Vialleton (op. cit. p. 272) hält die membrane périvitelline für das primäre Entoderm und die Anlage, aus der Mitteldarmepithel, Leber und Tintensack entstehen, für das definitive Entoderm; er beschreibt das Auftreten dieser Anlage genau wie Bobretzky, ist aber über seinen Ursprung zu keinem Resultate gekommen; gegen Bobretzky hält er es für wahrscheinlich, dass sie aus den Dottermembranzellen und nicht aus dem Mesoderm entsteht.

Korschelt beschreibt die Anlage des Mitteldarmes als einen Epithelstreifen, der unmittelbar dem Dotter aufliegt und aus wenigen Zellen besteht. Durch die Einstülpung nach außen entsteht die sackförmige Darmanlage, wie sie B. und V. beschrieben hatten. Sonach hat Korschelt ein früheres Stadium gesehen. Der Streifen breitet sich nach ihm in einer Ebene mit den Dottermembranzellen aus und ist vom Dotter nicht durch die Dotterzellen getrennt. Den Angaben der früheren Autoren entgegen fand er nämlich, dass die Dotterzellen in diesem Stadium auf dem Dotter keine continuirliche Schicht bilden, sondern auf ihm zerstreut liegen. »Sowohl Dotterepithel wie Mitteldarmplatte stellen sonach in diesem Stadium eine dem Dotter direct aufliegende unterste Zellenlage der Keimscheibe dar. Ideell kann man sich also eine Continuität zwischen beiden Gebilden vorstellen.« Obwohl K. keinen genetischen Zusammenhang der Dotterzellen mit den Zellen der Darmanlage gefunden hat, so hält er sie dennoch, da sie ja in einer Lage dem Dotter direct aufliegen, für ein Ganzes — für Entoderm. Er schreibt ihnen auch einen einheitlichen Ursprung zu, indem er sie beide durch Differenzirung der unteren Keimlage der Keimscheibe entstehen lässt.

Es sind sonach alle Forscher darüber einig, dass die Mitteldarmanlage sich sehr spät differenzirt, wenn die Entwicklung einiger anderer Organe schon weit fortgeschritten und die Mesodermschicht mächtig geworden ist. Bobretzky spricht sich nicht über die morphologische Bedeutung der Dottermembran aus, lässt aber die Darmanlage aus der unteren Zellenlage »des zweiten Keimblattes«, mit anderen Worten aus dem Mesoderm entstehen. Er wagt zwar nicht, sich direct für die Entstehung des Darmes aus dem Mesoderm aus-

zusprechen, betrachtet aber die ganze Zellschicht zwischen Ectoderm und Dottermembran als einen Complex von Meso- und Entoderm; das letztere differenzirt sich sehr spät. Vialleton und Korschelt stimmen darin überein, dass sie die Dottermembran (membrane périvitelline) als Entoderm ansehen und mehr oder minder bestimmt die Darmanlage mit ihr in Zusammenhang bringen. Einen strittigen Punkt stellen sonach die Beziehungen der den Dotter umhüllenden Zellenlage zur Darmanlage dar.

Ich gehe nun zu meinen eigenen Beobachtungen über.

Auf Taf. 6 Fig. 12 ist ein sagittaler Schnitt durch den Embryo von *Loligo* in dem Stadium, das der Entstehung des Mitteldarmes vorausgeht, abgebildet: die Ränder der Schalendrüse erheben sich eben erst; das Stomodäum ist noch nicht eingestülpt, sondern nur ein Ectodermstreif, dessen Zellen cylindrisch geworden sind. Die Mitteldarmanlage nun erscheint an der Unterseite des Embryos vor dem Vorsprunge der Mantelanlage (*Mn*), zwischen den beiden kleinen Vorsprüngen, die die Kiemenanlagen darstellen. Die Abbildung zeigt einen Schnitt, der diesen Theil getroffen hat; ich kann selbstverständlich nicht mit Gewissheit behaupten, dass dieser Schnitt direct die Ebene trifft, in der die Darmanlage erscheinen wird, es haben aber zu dieser Zeit alle Schnitte durch dieses Gebiet einen ganz gleichen Bau. Die Dottermembran hat zu dieser Zeit schon den oben beschriebenen Charakter; in den betreffenden Abbildungen ist ihr Bau zwar nicht deutlich sichtbar, an den anderen Schnitten desselben Embryos aber ist stellenweise der abgelöste plasmatische Dotterüberzug mit seinen Kernen ausgezeichnet zu sehen. — Ferner tritt unten am Embryo ein kleiner Vorsprung — die spätere Mantelanlage (*Mn*) hervor. Sowohl in ihrem Vorsprunge als auch dicht daneben liegt eine lockere Schicht gleichartiger Mesodermzellen; die direct der Dottermembran anliegenden Zellen unterscheiden sich gar nicht von den anderen Mesodermzellen, und es sind auch noch keine Spuren der Mitteldarmanlage sichtbar.

In Taf. 7 Fig. 14—17 ist diese Anlage ein kleines, dem Dotter anliegendes Zellstreifchen, das sich von den anderen Mesodermzellen abgelöst hat und epithelial geworden ist. Seine Zellen entsprechen vollkommen dem von Korschelt auf Fig. 2, 6 u. 7 abgebildeten Verhalten, weichen aber von seiner Beschreibung in einem wesentlichen Punkte ab. Er erwähnt nämlich des Fehlens der Dotterepithelzellen da, wo der Epithelstreif erscheint. »Dotterepithelzellen fehlten in

dieser Lagerung nicht nur auf dem betreffenden Schnitt, sondern ließen sich auch auf den folgenden und vorhergehenden Schnitten nicht auffinden.« pag. 351; weiter pag. 362 sagt er: »da die Mitteldarmplatte in ihren jüngsten Stadien nach meiner Erfahrung dem Dotter direct anliegt, so wird man ihr denselben Charakter zuschreiben dürfen wie dem Dotterepithel. Der Nachweis einer Verbindung zwischen der Epithelplatte und dem Dotterepithel war bei den von mir untersuchten Objecten ausgeschlossen, weil die völlig continuirliche Lage von Dotterepithelzellen, welche die verschiedenen Autoren in diesen und sogar jüngeren Stadien beschreiben und zeichnen, als solche nicht vorhanden war. Sowohl Dotterepithel wie Mitteldarmplatte stellen sonach in diesem Stadium eine dem Dotter direct aufliegende unterste Zellenlage der Keimscheibe dar. Ideell kann man sich also eine Continuität zwischen beiden Gebilden vorstellen.«

Nach meinen Beobachtungen sind Korschelt's Beschreibung und Betrachtungen ganz unzulänglich. Er hat Unrecht, wenn er gegen Bobretzky und Vialleton streitet, nach denen die Dotterepithelzellen jetzt schon einen continuirlichen Überzug bilden. Von diesen Zellen sind eigentlich nur ihre Kerne deutlich — so zeichnet sie ja auch Korschelt selbst —, die gemeinsame dünne Plasmaschicht aber, in der die Kerne liegen, und die den ganzen Dotter als feiner Überzug umhüllt, ist auch gut sichtbar. Man bemerkt sie zwar nicht auf Fig. 17, wo die Zellen der Keimscheibe und die epitheliale Darmanlage dem Dotter dicht anliegen; sobald aber die Keimscheibe durch die Reagentien sich von dem Dotter etwas ablöst (Fig. 15 u. 16), tritt die plasmatische Dotterhülle — das Plasmodium von Vialleton — auf das deutlichste hervor. Sodann beweist der Umstand, dass K. an einigen Präparaten um die Mitteldarmanlage keine Kerne der Dotterzellen finden konnte, gar nichts — er selbst zeichnet auf Fig. 2 von einem nur etwas älteren Stadium einen solchen Kern. In der Vertheilung der Dottermembranzellen herrscht nämlich gar keine Regelmäßigkeit: wenn die Dotterhülle wirklich ein Plasmodium ist, so findet in ihrem Plasma wohl auch Bewegung statt, und die Kerne können auf dem Dotter ihre Lage verändern. In den Präparaten sehen wir sie dort, wo sie von der Wirkung der Fixirgemische getroffen waren. An allen Präparaten, die mit Bestimmtheit das epitheliale Streifchen der Mitteldarmanlage zeigen, ist die Dotterhülle vollständig entwickelt, und ihre Kerne sind auch unter dem Streifchen sichtbar; wenn sie daher auch in einigen Schnitten (z. B. Fig. 17) fehlen, so sind sie doch schon auf dem

nächsten Schnitte, in dem sich auch das epitheliale Streifchen fortsetzt, sichtbar.

Meine Präparate beweisen ganz überzeugend, dass zwischen der epithelialen Darmanlage und den Zellen der Dottermembran gar kein Zusammenhang besteht. Vialleton's allerdings sehr vorsichtig ausgesprochene Voraussetzung, dass sich die Zellen der Dottermembran selbst an der Bildung der Mitteldarmanlage betheiligen, ist ganz unzulässig, wie das bereits Korschelt richtig hervorhebt. Andererseits ist K.'s Angabe, dass bei der Bildung der Darmanlage die Dotterepithelzellen den Dotter noch nicht bedecken und da, wo diese Anlage erscheint, fehlen, wobei die Zellen der Anlage mit ihnen in einer Reihe liegen, so dass man ideell sich also eine Continuität zwischen beiden Gebilden vorstellen kann — ebenfalls ganz unrichtig. Die epitheliale Darmanlage liegt nicht in der Ebene der Dottermembran, sondern nach außen von ihr. Ob an der betreffenden Stelle die Kerne der Membran vorhanden sind oder nicht, die plasmatische Hülle hängt gar nicht von den Zellen der Darmanlage ab und löst sich von ihnen los, wenn die Keimscheibe sich bei der Schrumpfung vom Dotter trennt. Überhaupt sind nicht nur hier, sondern überall im Embryo, und nicht nur jetzt, sondern auch später die Mesodermzellen stets von der Dottermembran getrennt und können keinenfalls in sie übergehen, wie Korschelt das voraussetzt. Einzelne Mesodermzellen werden zwar manchmal stark an die Dottermembran angedrückt und behalten diese Lage auch dann bei, wenn der Keimstreif sich von ihr abgetrennt hat, als ob sie sich an diese angeklebt hätten (siehe meine Abbildungen); da sich aber dabei die kleineren Kerne der Dottermembran von den Kernen der Mesodermzellen in der Form beinahe gar nicht unterscheiden, so ist es manchmal schwer zu entscheiden, mit was für Zellen man zu thun hat. Bei aufmerksamer Betrachtung aber kann man sich doch immer davon überzeugen, dass die Dottermembrankerne stets in den gemeinsamen plasmatischen Dotterüberzug versenkt sind; in den Mesodermzellen aber, wie eng sie auch dem Dotter anliegen mögen, befinden sich die Kerne stets außerhalb dieses Überzugs.

Wenn ich sonach keinen Zusammenhang zwischen der Dottermembran und der Darmanlage finde, so unterliegt dagegen der Zusammenhang zwischen letzterer und den Mesodermzellen gar keinem Zweifel. Wenn wir Fig. 12 u. 13, die das Stadium unmittelbar vor dem Erscheinen der Darmanlage abbilden, mit Fig. 14—16, die diese Anlage zeigen, vergleichen, so tritt uns die Quelle, aus der dies-

Anlage hervorgeht, deutlich vor die Augen. Einige der Dottermembran anliegende Mesodermzellen werden etwas größer, trennen sich von den übrigen Mesodermzellen, legen sich dichter an einander und gestalten sich zu einem Epithel um — so bildet sich die Darmanlage. Es ist keine Quelle für diese Anlage außer den Mesodermzellen vorhanden, und ihre Verwandtschaft mit letzteren wird auch dadurch bewiesen, dass an den Rändern die Anlage unmerklich ins Mesoderm übergeht, was dann besonders leicht sichtbar wird, wenn sich die Keimscheibe von dem Dotter nicht ablöst, folglich der natürliche Zusammenhang ihrer Zellen ungestört bleibt (Fig. 17).

Dieser allmähliche Übergang der Mesodermzellen in die Darmanlage ist so klar und deutlich, dass er nicht unbemerkt bleiben konnte. In der That mussten die Forscher, die Bobretzky's Ansicht vom mesodermalen Ursprung des Darmes zurückwiesen, dennoch diesen Zusammenhang der Darmanlage mit dem Mesoderm anerkennen (Vialleton, Korschelt), und nur ihre vorgefasste, auf theoretischen Betrachtungen gegründete Ansicht zwang sie zum Aufsuchen anderer Quellen der Darmbildung.

Die weitere Entwicklung des Darmes ist schon bekannt und hat keine Meinungsverschiedenheit hervorgerufen; zu ihrer Kenntnis kann ich nichts Neues beitragen. Auf Fig. 18 trennt sich die Darmanlage von der Dottermembran ab, krümmt sich nach außen und bildet so den Anfang der späteren Darmhöhle; diese ist jetzt und später immer vom Dotter durch die Dottermembran getrennt. Fig. 19 zeigt die sich von der Darmanlage ablösende sackförmige Anlage des Tintenbeutels; die Darmhöhle liegt dem Ectoderm direct an, an dem sich eine seichte Einstülpung bildet. Da, wo Darm und Ectoderm zusammentreffen, bildet sich bald eine directe Verbindung mit der Außenwelt — der Anus. Fig. 19 zeigt deutlich, dass die Cephalopoden gar kein Proctodäum haben; sie haben nur ein Stomodäum und ein Mesenteron, und aus letzterem bildet sich die ganze hintere Hälfte des Darmcanals bis zum Anus.

Ich komme sonach zu folgenden Schlüssen:

1) Mit Vialleton sehe ich als Entoderm die Zellen an, die an der Peripherie der Keimscheibe während der Keimblätterbildung zerstreut liegen und (nach V.) aus den nach der Furchung übrig bleibenden, den Makromeren der anderen Mollusken entsprechenden Furchungssegmenten (Blastoconen entstehen. Das Überwachsenwerden der aus Blastoconen entstandenen Zellen durch den Keimscheibenrand ist eine Epibolie: diese Zellen bleiben auf dem Dotter und

bilden die ihn überziehende Membran. Das Mesoderm entsteht aus dem Ectoderm. Mit Korschelt, der seinerseits diesen Terminus von Sarasin und H. Virchow entlehnt hat, nenne ich die ganze innere und äußere Dottermasse das Dotterorgan, die plasmatische Dotterhülle mit ihren Kernen (Dottermembran von Bobretzky, membrane périvitelline von Vialleton, Dotterepithel von Korschelt die Dotterorganhülle. Somit wird das Entoderm ganz zum Baue der Dotterorganhülle — eines besonderen embryonalen Organs, das ausschließlich zur Ernährung des Embryos dient — verbraucht. Kein einziges anderes Organ entsteht aus dem Entoderm; die Dotterorganhülle selbst aber dient, wie wir später sehen, ausschließlich zur Umarbeitung des Dotters und nimmt gar keinen Antheil an der Bildung irgend eines Organs oder Gewebe des Embryos — sie verschwindet zugleich mit dem Dotter.

2) Der Mitteldarm (Mesenteron) mit allen seinen Derivaten entwickelt sich aus dem Mesoderm.

Die nähere Begründung meiner Ansichten folgt in einem späteren Capitel.

Auch Watase (2 p. 167 ff.) hält die Dotterhülle (yolk-membrane) für das einzige Organ entodermalen Ursprungs und zugleich für ein provisorisches Organ, so dass sich das Entoderm an der Bildung des definitiven Körpers nicht betheiligt. Hierin stimme ich ihm vollkommen bei. Er schreibt aber dem ganzen Darmcanale einen ectodermalen Ursprung zu, indem er ihn durch Invagination des Ectoderms entstehen lässt, was ganz falsch ist.

Die Kopfganglien. Die Entwicklung der Kopfganglien habe ich schon in meiner ersten Arbeit (Faussek 1) beschrieben; da ich nun viele neue Präparate besitze, so habe ich sie noch einmal verfolgt, kann aber nur in wenigen Punkten meine älteren Beobachtungen ergänzen.

Wenn die Anlage des Nervensystems schon ziemlich deutlich ist, erscheinen auf den Querschnitten im Bereiche der Kopflappen (wenn der Schnitt so orientirt ist, dass Mund und Stomodäum oben, die Anlagen der Otocysten und des Trichters unten liegen) die Anlagen der Kopfganglien als ein Paar Zellenstreifen an den Seiten des Embryos (Fig. 23 dieser Arbeit, Fig. 6, 7, 8, 9, 12 u. 13 meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers). Jederseits läuft ein solcher Streifen vom Mund den Seitenwänden des Embryos parallel nach unten bis zur großen ectodermalen Verdickung unter dem Auge, an welche er sich dicht anschließt. Auf den Querschnitten hat der Streifen die Form eines schmalen Stranges; Frontalschnitte zeigen aber (l. c. Fig. 10, 11), dass er sagittal stark ver-

längert ist, folglich keinen Strang, sondern ein flaches Band bildet. Die Frontalschnitte zeigen auch, dass das Band größtentheils im Bereiche der Augenovale, vor ihnen, d. h. näher zum äußeren Dotter liegt und den Raum zwischen den Grenzen des Embryos und der Augenanlage einnimmt. Dem entsprechend kommt auch auf den Querschnitten der größte Theil der Nervenanlage den Querschnitten, die vor den Augenovalen geführt werden, zu. Wenn übrigens ein Querschnitt etwas schräg verläuft, so bekommt man leicht zugleich die Anlagen der Kopfganglien, der Augen und sogar der Otocysten.

Diese beiden Zellstreifen sind die Anlagen der Kopfganglien; später geht aus jedem von ihnen das eigentliche Kopfganglion (Gangl. cerebrale) und das optische Ganglion G. opticum hervor (l. c. Fig. 12, 13 u. ff.; siehe ferner diese Arbeit Taf. 6 Fig. 1 u. 2).

Es gelang mir auch zu ermitteln, dass jeder Streif sich unten mit der Ectodermverdickung unter dem Auge, an welche er sich anschließt, verbindet. Wahrscheinlich werden hier continuirlich neue ectodermale Elemente den Kopfganglienanlagen hinzugefügt. Taf. 6 Fig. 24, die der untere Theil der Fig. 23 bei stärkerer Vergrößerung ist, zeigt deutlich den unmittelbaren Übergang der Anlage des Gangl. cerebrale in die Ectodermverdickung unter dem Auge. Diese Verbindung der Kopfganglienanlage mit der genannten Verdickung bleibt fast bis zum Schluss der Embryogenese bestehen und endet, wie ich gezeigt habe, mit der Verwandlung der ganzen Verdickung und des anliegenden Theiles der Anlage des Kopfganglions in die Anlage des »weißen Körpers«.

Es ist äußerst schwer, das Auftreten dieser zelligen Anlagen der Kopfganglien zu verfolgen. Ihr Erscheinen fällt mit dem Auftreten der Augen- und Mundanlagen zusammen. Wie bekannt, sind die Augenanlagen zuerst an der Oberfläche der Kopflappen als breite Ovale angedeutet, in deren Bereiche die Ectodermzellen höher werden und einen besonderen Charakter und Anordnung annehmen (Fig. 20). Sodann tritt um diese Ovale eine ringförmige Ectodermfalte hervor, die sie nach und nach umwächst und in geschlossene Augenblasen verwandelt. Die künftige Einstülpung des Stomodäums zeigt sich auch zuerst an der Oberfläche als ein kleines Feld, in dem die Ectodermzellen zu Cylinderepithel werden.

Korschelt bildet in seiner Fig. 19 einen Querschnitt durch die Kopflappen aus diesem Stadium im Allgemeinen richtig ab. Man sieht dort die Augenanlage, an deren Rändern sich die Ectodermfalte, die sie bald umwachsen wird, etwas erhebt. Über und unter

dem Auge wird das Ectoderm besonders stark. Wenn später die Seitentheile des Kopfes sich als Augenstiele seitlich ausdehnen, so bilden die genannten ectodermalen Verdickungen die Wandungen dieser Stiele. Wenn aber KORSCHELT die Ectodermverdickung über dem Auge für die Anlage der Kopfganglien hält, so macht er ein Versehen, wie ich das übrigens schon in meiner früheren Arbeit aus einander gesetzt habe.

Die Anlagen der Kopfganglien trifft man vor Allem nicht auf den Schnitten, die durch das Auge gehen, sondern auf denen, die mehr vorn geführt werden. Ferner haben wir, da ja später die Kopfganglienanlagen mit den Ectodermverdickungen unter den Augen verbunden bleiben, auch den Ort ihrer Entstehung im Bereiche derselben Verdickungen zu suchen. In der That findet man in den entsprechenden Stadien Elemente, die nur die Anlagen der Kopfganglien sein können; es ist aber schwer, ihren Bildungsmodus zu ermitteln. In meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers habe ich auf Fig. 5 einen dünnen Zellenstrang zwar nur mit einigem Zweifel als die Anlage des Kopfganglions bezeichnet, jetzt aber ist es mir sicher, dass er diese Anlage ist. In dem soeben beschriebenen Stadium (KORSCHELT l. c. Fig. 19) ist auf den Schnitten, die v o r den Augenovalen verlaufen und den an der Oberfläche angedeuteten künftigen Mund treffen, um das Auge herum eine starke Ectodermverdickung zu sehen, die von der Mundanlage bis zum unteren Rande des Embryos reicht, wo sie in das einschichtige Ectoderm übergeht. Dieser Verdickung liegt in ihrer Mitte mehr oder minder dicht ein dünner Zellstreifen an (Fig. 21, 22), der seiner Lage nach unzweifelhaft die Anlage der Kopfganglien ist; wie sie aber entstanden ist, das ist schwer zu entscheiden. Ursprünglich (vergl. meine erste Arbeit) wagte ich die Vermuthung, dass der Streifen aus dem Theile der Ectodermverdickung unter dem Auge entspringt, der später mit ihm lange verbunden bleibt. Ich war aber nicht im Stande, mir darüber Gewissheit zu verschaffen. Entspränge in der That die Anlage der Kopfganglien aus einem Punkte der Verdickungen und wüchse sie nach der Mundeinstülpung hin, wie es die entsprechenden Anlagen der Pulmonaten und von *Dentalium* thun, so hätte ich in meinen vielen Präparaten alle Stadien dieser Anlagen antreffen müssen. Aber sie waren nicht zu finden: überall war die Anlage des Kopfganglions ein Zellstreifen, der unmittelbar an der Ectodermverdickung und beträchtlich ausgedehnt lag und später nach dem Stomodäum hin wuchs. Manchmal liegt

er der Verdickung so dicht an, dass beide beinahe mit einander verschmelzen; manchmal aber befinden sich Mesodermzellen dazwischen.

Ich stelle mir nun die Entwicklung der Kopfganglien so vor. Zwischen Auge und Vorderende des Embryos liegt jederseits eine starke Ectodermverdickung. Von dieser spaltet sich an einer Stelle eine innere Zellschicht, richtiger ein Streifen von 2—3 Zellschichten ab und bildet die Anlage des Kopfganglions der entsprechenden Seite, da ja beide Kopfganglien sich vollkommen unabhängig von einander entwickeln. Sodann theilen sich am Unterende der unter dem Auge liegenden Verdickung die Zellen energisch, werden der Anlage des Kopfganglions einverleibt und rufen sein Wachsthum hervor. Dann löst sich die Anlage von der Verdickung bis auf eine Stelle unten ab, verdickt sich und wächst nach oben zum Mund hin. Hier wachsen beide Kopfganglien einander zu und vereinigen sich über dem schon ausgebildeten Stomodäum. Sonach lassen sich in der Entwicklung der Kopfganglien zwei Perioden unterscheiden: zunächst trennt sich der Zellstreifen von der Ectodermverdickung ab und dann wächst er durch Einverleibung neuer Zellen aus dem unteren Theile derselben Verdickung. Die Wahrscheinlichkeit dieser Deutung wird noch dadurch gesteigert, dass sich, wie wir sehen werden, die Visceralganglien ganz analog entwickeln.

Fest überzeugt bin ich aber davon, dass der obere, der Mundanlage anliegende Theil der Ectodermverdickung um das Auge sich trotz KORSCHELT an der Bildung der Kopfganglien nicht betheiligt (seiner irrigen Behauptung ganz zu geschweigen, dass sich beide Kopfganglien aus einer unpaaren Verdickung über dem Stomodäum entwickeln). Auf den Präparaten sieht man die Kopfganglien von unten nach oben und nach dem Mund hin wachsen. Wenn sie unten schon ganz fertig angelegt sind, reichen sie oben ans Stomodäum entweder noch nicht oder höchstens als ein schmaler einschichtiger Zellstreifen. Lange ist auch ihr unterer Theil besser entwickelt und stärker als der obere (Taf. 7 Fig. 23, sowie Fig. 6 meiner früheren Arbeit). Erst später verdickt sich auch das obere Ende der Anlage und wird zum eigentlichen Ganglion cerebrale, während das mittlere Stück sich in das mächtige Ganglion opticum verwandelt. Dass also Entwicklung und Wachsthum der Kopfganglienanlage von unten nach oben und zum Mund hin geschieht — das unterliegt nicht dem geringsten Zweifel.

Alles Gesagte bezieht sich nur auf das erste Erscheinen der

Kopfganglienanlage: ihre späteren Stadien und die Betheiligung anderer Ectodermeinstülpungen hinter den Augenstielen an ihrer Bildung habe ich bereits in der citirten Arbeit beschrieben. Auch habe ich dort auf die merkwürdige Analogie in der Entwicklung der Cephalopoden und vieler anderer Thiere — *Helix*, *Limax*, Nemertinen, *Lopadorhynchus* und *Peripatus* — verwiesen. Jetzt stelle ich mir aber die Art und Weise der primären Ablösung der Kopfganglienanlagen von den lateralen Ectodermverdickungen etwas anders vor: anstatt des Auswachsens aus einem einzigen Punkte nehme ich zuerst eine Abspaltung in einer bestimmten Ausdehnung an und erst später ein weiteres Wachsthum in Folge von der Einverleibung neuer Zellen da, wo die Anlage des Ganglion cerebrale mit dem Ectoderm verbunden bleibt. Diese Veränderung in der Entwicklung stört aber die oben erwähnte Analogie nicht im mindesten. Wenn wir Fig. 6 in SCHMIDT's Arbeit, wo die nach dem Mund hin wachsende Kopfganglionanlage von *Limax* abgebildet ist, mit meinen Figuren von *Loligo* vergleichen, so wird es klar, dass auf die Abweichung in der Entwicklung die geringe Mächtigkeit der Keimscheibe bei *Loligo* und der Mangel an Raum zwischen Ectoderm und Dotter Einfluss üben musste. Was bei *Limax* sich in einem kugeligen Embryo entwickelt, muss sich bei *Loligo*, wo der Embryo Anfangs eine dünne Platte bildet, beinahe in einer Ebene, in einem engen Spalt zwischen Ectoderm und Dotter gestalten. Durch diese mechanischen Bedingungen lässt sich sowohl die Delamination der ersten Zellen der Anlage des Ganglion cerebrale, als auch die abgeplattete, einem Bande ähnliche Form dieser Anlage erklären.

Die Pedalganglien. Die Pedal- und Visceralganglien treten ungefähr gleichzeitig mit der ersten Differenzirung der Kopfganglien auf, d. h. mit dem Stadium, wo die Augenovale sich mit einer Ectodermfalte bedecken und die Otocystenanlagen als seichte Grübchen erscheinen. Auf den Querschnitten liegen die Anlagen der Pedalganglien unten vor denen der Otocysten, d. h. dem äußeren Dotterorgane näher. Die Ectodermverdickungen um die Augen (Kopflappen) reichen in diesem Theile des Embryos unmittelbar bis zu den Otocystenanlagen, wo sie plötzlich aufhören und in das hohe Cylinderepithel dieser Anlagen übergehen. Vor den Otocysten sind die Ectodermverdickungen der Kopflappen von den Ectodermfalten, die die Anlagen des Trichters bilden, durch einen ziemlich engen Raum, wo das Ectoderm eine Schicht flacher Zellen bildet, getrennt. Wenn man die Querschnitte dieses Stadiums von hinten nach vorn,

d. h. von der Schalendrüse zum äußeren Dotter hin, verfolgt, so zeigt sich sogleich nach dem Verschwinden der Otocystenquerschnitte die Anlage des Pedalganglions (Taf. 7 Fig. 27, 28). Die Otocysten liegen noch sehr weit von einander, mithin auch die beiden Pedalganglien. Ihre Anlagen sind schmale Zellstreifen, die der Ectodermverdickung des Kopflappens dicht anliegen und da anfangen, wo die Vorderseite der Otocysteneinstülpungen endet. Sodann ziehen sie nach vorn hin und sind auf vielen Querschnitten wie eingepresst zwischen jener Verdickung und dem Dotter sichtbar (Fig. 25, 26). Wo die Verdickung unten unterbrochen wird und in das zur Trichteranlage führende einschichtige Ectoderm übergeht, überschreitet die Anlage des Pedalganglions die Grenzen der Verdickung nicht. Sonach liegt die Anlage des Pedalganglions ganz früh dicht an der Otocystenanlage und der Ectodermverdickung des Kopflappens, ist aber von der Trichteranlage durch einen bedeutenden Zwischenraum getrennt. Dieses Verhalten ist von einigem Interesse: das Pedalganglion entspringt weit von den Organen, die es später innervirt, noch weiter liegt es von den Fußanlagen. Nach vorn zieht die Anlage, wie gesagt, durch mehrere Querschnitte hindurch, ohne aber die Stelle, wo von der Ectodermverdickung die Anlage des Kopfganglions entspringt, zu erreichen. Nur an etwas schrägen Schnitten sieht man manchmal beiderlei Anlagen zugleich.

Fig. 25 u. 26 zeigen die Anlage des Pedalganglions etwas vor den Otocysten; sie liegt der Ectodermverdickung zwar dicht an, steht aber schon in keinem Zusammenhange mehr damit. Auf den Schnitten, die gerade durch die Stelle, wo die Ectodermverdickung und die Otocyste zusammentreten, geführt sind und die Vorderwand der letzteren tangential treffen (Fig. 27 u. 28), ist auch die Anlage des Pedalganglions, nämlich das Hinterende jenes Zellstreifens, der von hier nach vorn zieht (Fig. 25 u. 26), sichtbar. Hier fließt letzteres so vollständig mit der Ectodermverdickung zusammen, dass es geradezu einen unvollkommen differenzirten Theil derselben zu bilden scheint.

Es ist sonach klar, dass sich hier der Ausgangspunkt für die Bildung des Pedalganglions finden muss. Dem Kopfganglion gleich bildet es sich durch Delamination eines Zellstreifens von der Ectodermverdickung der Kopflappen da, wo die Verdickung sich an die Otocystenanlage anschließt, und zieht von hier nach vorn (Taf. 6 Fig. 1 u. 2).

Merkwürdig ist es, dass die Pedalganglien derselben Ectodermverdickung der Kopflappen um das Auge entstammen wie die Kopfganglien. Das Kopfganglion jeder Seite bildet sich aus dem vorderen Theile dieser Verdickung, das Pedalganglion aus dem Hinterende des Unterrandes: letzteres Stück ist aber im Vergleiche zur ganzen Verdickung nur sehr klein.

Die weitere Entwicklung der Pedalganglien besteht vor Allem in ihrem Wachsthum: indem sie sich nach allen Richtungen vergrößern, gelangen sie nach vorn bis zu den Fußanlagen und nach oben, wo sie mit den Kopfganglien in Verbindung treten. An der Unterseite des Embryos aber wachsen sie nach innen auf einander zu (Fig. 29).

Die Visceralganglien. Die Entwicklung der Visceralganglien lässt sich am besten auf Sagittalschnitten studiren. Auf solchen Schnitten durch frühere Stadien bemerkt man gleich hinter der Otocyste eine ihr direct anliegende Zellengruppe, die hier durch Proliferation der Ectodermzellen entstanden ist. Taf. 7 Fig. 30 zeigt die Proliferation der Ectodermzellen, Fig. 31 (nur 2 Schnitte weiter) eine Gruppe schon vom Ectoderm etwas abgelöster Zellen, nämlich die Anlage des Visceralganglions. Etwas weiter nach hinten zum Mantel hin zieht eine mehrschichtige Ectodermverdickung. Das Ganglion entwickelt sich nun dadurch weiter, dass der erwähnten Zellengruppe neue Zellen, die sich schichtenweise von der Ectodermverdickung hinter der Otocyste ablösen, einverleibt werden. Eine solche vom Ectoderm abgelöste Zellenschicht zeigt Taf. 8 Fig. 32.

Obgleich ich an den Visceralganglien noch deutlicher als an den Kopfganglien den ectodermalen Ursprung beobachtet habe, so ist dennoch auch hier, wie bei den Kopf- und Pedalganglien die Anlage schwer von den umgebenden Mesodermzellen zu unterscheiden. Die Abstammung der sich an die Hinterwand der Otocysten anschließenden Zellengruppe vom Ectoderm unterliegt gar keinem Zweifel; was aber den Zellstreifen betrifft, der sich nach mir vom Ectoderm abspaltet, so kann er auf den ersten Blick eher als ein Haufen Mesodermzellen angesprochen werden. Eine aufmerksame Untersuchung überzeugt uns aber vom Gegentheil. Die Mesodermzellen liegen vereinzelt oder zu wenigen beisammen, der oben erwähnte Streifen dagegen ist eine continuirliche Zellschicht. In den früheren Stadien (Fig. 32) ist er noch ein Theil der Ectodermverdickung, scheint aber schon zur Lostrennung bereit zu sein. Später trennt er sich näher zur Otocyste vom Ectoderm ab, liegt

ihm aber weiter hinten so dicht an, dass er ganz unmerklich darin übergeht.

Sonach sind bei der Entwicklung des Visceralganglions wie bei der des Kopfganglions zwei Perioden zu unterscheiden: 1) zeigt sich eine kleine Zellengruppe am Hinterrande der Otocyste, 2) treten zu ihr die sich von der Ectodermverdickung hinter der Otocyste schichtenweise abspaltenden Zellen hinzu. Anfänglich sind beide Theile noch von einander getrennt, bald aber wird die ganze Anlage des Ganglions zu einem langen Zellstreifen, der von der Otocyste nach hinten bis zum Mantel reicht (Taf. 6 Fig. 1 u. 2).

Später wird das Studium der Sagittalschnitte in diesem Theile des Embryos durch die Entwicklung der hinteren Trichterfalten erschwert. Sie bilden sich als (schräg-sagittale) Längsfalten des Ectoderms, in deren Tiefe sich große Haufen von zweifellos mesodermalen Zellen finden. Sagittalschnitte durch das Visceralganglion treffen auch in größerer oder kleinerer Ausdehnung die hintere Trichterfalte, wobei sie sehr oft auch tangential zur Trichterfalte verlaufen. Dann aber (Taf. 8 Fig. 33 u. 34) sind die Grenzen der Ganglienanlage, der Mesodermzellen des Trichters (der Anlage des Retractors infundibuli) und der Ectodermwandung des letzteren schwer zu unterscheiden.

Fig. 35 zeigt ein weiteres Stadium des Visceralganglions: die Otocyste ist schon ein Bläschen (auf einem anderen Schnitte öffnet es sich nach außen durch einen engen Canal), und dahinter liegt als ein im Querschnitte dreieckiger Zellenhaufen das sich nach hinten stark verjüngende Visceralganglion. Es liegt der Trichterfalte an und ist von ihrer verdickten Ectodermwand durch eine Schicht Mesodermzellen getrennt. In der Abbildung aber, wie auf dem Präparate selbst, sind die Grenzen dieser drei Gebilde nicht deutlich genug ausgeprägt.

Ungefähr zur selben Zeit oder etwas später tritt das Visceralganglion mit dem Pedalganglion in Verbindung. Die Anfangs von einander sehr weit abstehenden Otocysten nähern sich einander an der Unterseite des Embryos allmählich, die Visceralganglien umwachsen sie von außen (von der Seite) her und treten mit den Pedalganglien vor den Otocysten in Verbindung. Fig. 34, ein Sagittalschnitt, der die Otocystenwand nur eben berührt, zeigt als längsverlaufende Zellenmasse die vom Schnitt getroffenen Theile des Pedal- und des Visceralganglions in ihrer Vereinigung nahe an der Otocyste.

Über die weitere Entwicklung der Visceralganglien s. unten pag. 123 ff.

Die Schwierigkeiten beim Studium der Entwicklung der Cephalopodenganglien bestehen vor Allem darin, dass die Anlagen derselben den umgebenden, wenn auch spärlichen Mesodermzellen ungemein ähnlich zu sein pflegen. Oft kann man gar nicht entscheiden, ob eine Zelle zur Nervenanlage gehört oder nicht. Später, wenn die Ganglienanlagen voluminöser werden, bieten sich keine solchen Schwierigkeiten mehr dar. Ferner ist der Zusammenhang der Nervenanlagen mit dem Ectoderm nur schwer festzustellen, da die Grenzen zwischen den Anlagen verschiedener Organe und zwischen Ectoderm und Mesoderm auf den Präparaten leicht deformirt werden. Es können Rupturen, die die Gewebe verändern (z. B. bei ungleichmäßiger Schrumpfung der Theile des Embryos in Folge der Einwirkung der Reagentien), vorkommen, aber auch umgekehrt verschiedene Anlagen zusammenfließen, wobei die Grenzen zwischen ihnen schwinden. Und wenn zwar die künstliche Trennung einer continuirlichen Zellenmasse leicht bemerkt werden kann, so kann dagegen das Zusammenfließen zweier Gebilde ihre Grenzen vollständig verschwinden lassen und so zu ganz irrigen Schlüssen führen.

Es kann z. B. manchmal die schon gänzlich getrennte Anlage des Kopfganglions in größerer oder geringerer Ausdehnung durch die Wirkung der Reagentien mit dem Ectoderm zusammenfließen. Wenn ein Theil des am Mund liegenden Kopfganglions sich dicht an das Ectoderm anschmiegt, und die Grenze zwischen ihnen schwindet, so beobachtet man Bilder, die vollkommen dem entsprechen, was KORSCHELT von der Entwicklung der Kopfganglien sagt, nämlich einer Verdickung des Ectoderms über dem Stomodäum. Eine solche Verschmelzung, der von K. in seiner Fig. 12 abgebildeten ähnlich, ist aber zweifellos ein Artefact, denn 1) fehlt sie auf besseren Präparaten, vielmehr liegen die Ganglien scharf vom Ectoderm abgegrenzt, und 2) ist das Kopfganglion schon ganz früh, d. h. sobald seine Anlage das Stomodäum erreicht, vom Ektoderm scharf getrennt.

Die einzige Stelle, wo die Anlage des Kopfganglions unzweifelhaft lange Zeit hindurch mit dem Ectoderm in Verbindung bleibt, ist, wie schon oben erwähnt, der Unterrand der ectodermalen Verdickung um das Auge.

Die ectodermalen Verdickungen der Kopflappen. Die etwas hervorragenden und die Augen umsäumenden ovalen Vorsprünge am zukünftigen Kopf zu beiden Seiten des Mundes hat KÖLLIKER (1) als Kopflappen bezeichnet. VIALLETON beschrieb sie sodann von *Sepia* in allen Einzelnheiten als »épaississements céphaliques« (s. seine Fig. 45—47). Sie bestehen aus starken Ectodermverdickungen, die nach dem Munde zu dünner werden und die Augenanlagen umsäumen. Ich habe oben und in meiner früheren Arbeit ihre Theilnahme an der Bildung des Nervensystems besprochen. Sie sind den sogenannten Sinnesplatten der Pulmonaten in hohem Grade ähnlich. Bei den Cephalopoden gehen von ihnen die Kopfganglien aus; später wachsen die Kopflappen seitlich als Vorsprünge, an deren Enden

die Augen sitzen, aus, und aus einer besonderen Einstülpung um das Auge herum entsteht eine Masse von Zellen, die sich secundär an die Anlage des Kopfganglions anschließt. Bei den Pulmonaten *Helix*, *Limax* u. a. liegen lateral am Kopfe wohl abgegrenzte Theile des verdickten Ectoderms, die als etwas convexe Scheiben (SCHMIDT) oder Sinnesplatten vorspringen. Aus ihnen entwickeln sich: 1) die Anlagen der Kopfganglien, 2) besondere Einstülpungen — »Cerebraltuben« — die auch an der Bildung der Kopfganglien Theil nehmen; 3) die Tentakel. Da die Kopflappen der Cephalopoden lateral als augentragende Vorsprünge auswachsen, und da an der Augenbasis eine einen Theil des Kopfganglions — den späteren »weißen Körper« — liefernde Einstülpung liegt, so ist bei diesem vorübergehenden Gebilde die Ähnlichkeit mit den augentragenden Pulmonatententakeln nicht zu verkennen, Tentakeln, die an der Augenbasis eingestülpte Cerebraltuben haben und genau so aus den Sinnesplatten entstehen, wie die Augenvorsprünge der Cephalopoden aus Verdickungen der Kopflappen.

Die Ectodermverdickungen der Kopflappen der Cephalopoden sind in gewissem Grade den Sinnesplatten der Pulmonaten homolog. Ich sage nur »in gewissem Grade«, da ich festzustellen gezwungen war, dass die Pedalganglien ebenfalls aus dem Unterrande der Kopfverdickungen entstehen, wogegen bei den Pulmonaten die Sinnesplatten sich an der Bildung der Pedalganglien gar nicht betheiligen. Diese Bildungsweise der Pedalganglien der Cephalopoden muss jedenfalls bei der Bestimmung ihrer Homologie mit den Pedalganglien der Gastropoden in Betracht gezogen werden.

VIALLETON lässt die Verdickungen der Kopflappen gleich den anderen Ectodermverdickungen auch Mesoderm produciren. Nach ihm bildet sich das Mesoderm bei *Sepia* nicht nur früh an den Rändern der Keimscheibe, sondern auch später durch continuirliche Abspaltung neuer Elemente vom Ectoderm. Diese secundäre Delamination geht auch an den Kopflappen vor sich, wo das neue Mesoderm »pour la plupart« an der Bildung des Gg. opticum und des Kopfganglions Theil nimmt. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Behauptung nicht zu überzeugen vermocht: auf allen wirklich guten Präparaten sind die Grenzen zwischen den Ectodermverdickungen und dem Mesoderm stets sehr scharf, und nie zeigt sich ein Übergang von Ectodermzellen in das Mesoderm. Auch überzeugen die Abbildungen und Beschreibungen von VIALLETON in diesem Punkte nicht recht. Vielleicht hat er eine Proliferation des Ectoderms an den Bildungsstellungen der Ganglien, deren Entwicklung ihm unbekannt blieb, gesehen. Was er in Fig. 48 als Übergang der Ectodermzellen in das Mesoderm zeichnet, kann auch anders gedeutet werden: höchst wahrscheinlich ist die Zelle *ep* eine Mitose in einer Mesodermzelle, in denen Mitosen überhaupt nicht selten sind.

Nach meiner Meinung liefern die Ectodermverdickungen der Kopflappen die Kopf- und allem Anscheine nach auch die Pedalganglien, geben aber gar keine Elemente an das Mesoderm ab. Dies gilt auch von den anderen Ectodermverdickungen, denen Vialleton eine Theilnahme an der späteren Mesodermbildung zuschreibt; wahrscheinlich wurzelt diese seine Behauptung, dass aus denselben secundär von Ectodermverdickungen abgespaltenen »Mesodermzellen« die Nervenknoten und Muskeln entstehen, eher in der vorgefassten Meinung, dass bei den Cephalopoden kein Mesoderm existirt, und einzelne Organanlagen an verschiedenen Stellen aus dem Ectoderm entstehen (wie bei *Lopadorhynchus* nach Kleinenberg, in dessen Laboratorium V. seine Arbeit ausgeführt hatte). Die Zellen der Ganglienanlagen sind allerdings beim Auftreten der letzteren den ihnen anliegenden Mesodermzellen so ähnlich, dass sich die Frage, ob sich nicht auch die Mesodermzellen an die Anlage anschließen, nicht leicht verneinen lässt. Noch schwieriger ist es aber, sie zu bejahen. Der Zusammenhang der Ganglien mit den Ectodermverdickungen aber ist ganz deutlich und unterliegt keinem Zweifel.

Über die Sinnesplatten der Pulmonaten vgl. außer P. & F. Sarasin, Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon 1. Bd. 2. Heft. Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltoni*, besonders: F. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 8. Bd. 1895. — Über die Homologie der Augenvorsprünge (pédoncules oculaires) der Cephalopoden und der Pulmonatententakel vgl. Pelseneer, Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. in: Arch. Biol. Tome 8. 1888.

Die Genitalanlage. Im Laufe der ersten Entwicklungsperiode zeigen sich gleichzeitig mit der Bildung des Mitteldarmes und der Anlage des Nervensystems, wenn die Augeneinstülpungen noch offen sind, besondere Zellen, die allem Anscheine nach als die Genitalanlage anzusehen sind. Ganz hinten im Embryo, in der Mittelebene, zwischen den beiden kaum als kleine Hügel angedeuteten Kiemenanlagen liegen einige sehr große Zellen (Taf. 8 Fig. 45 u. 46). Von den gewöhnlichen Mesodermzellen, zwischen denen sie liegen, unterscheiden sie sich vor Allem durch viel größere, manchmal unregelmäßige (bohnenförmige) Zellkerne, was ich aber eher einer Schrumpfung bei der Conservirung zuschreiben möchte. Während ferner bei jenen der Zellleib zu einer Spindel ausgezogen und im Verhältnis zum Kern ziemlich klein ist, so dass nur letzterer deutlich hervortritt, haben die genannten Zellen einen ziemlich großen rundlichen Leib, und ihre Kerne liegen daher weiter von einander, als sie es in der dicken Schicht der anderen Mesodermzellen thun. Desshalb fällt diese Zellengruppe als ein heller Fleck in dem Mesoderm sehr auf. Die Zellen liegen zwischen Mesoderm und Dotter der Dotterorganhülle unmittelbar an und stülpen letztere sogar etwas vor, so dass es so aussieht, als wenn sie in einer kleinen

Vertiefung des Dotters lägen. Ich konnte diese Gruppe auf mehreren Schnitten hinter einander verfolgen, aber sie bildet nicht immer eine compacte Masse: oft lag die eine oder die andere von den Zellen etwas nach rechts oder nach links verschoben, oder die Zellen waren nicht in einem Häufchen, sondern in einer Reihe oder zu einem Bande angeordnet. Diese Gruppe großer heller, sich schon sehr früh vom Mesoderm abspaltender Zellen ist die **Genitalanlage.**

In der letzten Zeit sind mehrere Fälle beschrieben worden, wo sich die Genitalzellen schon sehr früh differenziren: so außer den älteren Beobachtungen an *Chironomus* und *Sagitta* von mir (Faussek 2) bei den Phalangiden, von Brauer bei den Scorpionen, von Heymons bei verschiedenen Insecten; ferner hat Boveri die interessante Differenzirung der Genitalzellen bei *Ascaris* beschrieben, Pedaschenko hat sie bei *Lernaea branchialis* gesehen, und bei einigen Spongien hat Maas den continuirlichen Zusammenhang der Genitalzellen mit den ersten Furchungszellen, als deren undifferenzirte Überbleibsel sie erscheinen, constatirt. Endlich giebt es auch Angaben über die frühe Absonderung der Genitalzellen bei den Vertebraten: so die von Eigenmann bei *Micrometrus aggregatus*[1].

Die obengenannte Zellgruppe von *Loligo* ist äußerlich der Genitalanlage von *Phalangium* höchst ähnlich: in beiden Fällen handelt es sich um einen Haufen von relativ großen und großkernigen Zellen, die auf den Präparaten durch ihre helle Färbung auffallen. Bei *Phalangium* sondern sich, wie bei den Scorpionen und Insecten, die Genitalzellen schon im Blastoderm ab und gelangen von dort in das Mesoderm: bei *Loligo* liegen sie von Anfang an im Mesoderm, oder zwischen ihm und dem Dotter, aber noch dicht an der Oberfläche des Embryos. Sehr wahrscheinlich differenziren sie sich aber auch hier zuerst im Blastoderm und wandern erst später in das Mesoderm. Vielleicht wird man sie beim Studium von Flächenpräparaten noch früher auffinden.

Die so auffällige Ähnlichkeit in der Entwicklung der Genitalanlage bei den ja so weit von einander stehenden Thieren gestattet die Folgerung, dass dieser Entwicklungsmodus eine allgemeine Bedeutung hat und wohl allen Thieren zukommt. Mit bedeutender Zuversicht darf angenommen werden, dass bei allen Metazoen sich

[1] Hier seien noch die Beobachtungen Häcker's über die Differenzirung der Genitalzellen von *Cyclops* erwähnt, die mir erst während des Druckes meiner russischen Arbeit 1897) bekannt wurden. S. Häcker, Die Keimbahn von *Cyclops*. in: Arch. Mikr. Anat. 49. Bd.

die Genitalzellen schon in den frühesten Stadien differenziren und eigentlich keinem von den Keimblättern angehören, obwohl sie in dem einen oder dem anderen von ihnen liegen können.

Wenn sie manchmal sehr spät erscheinen oder aber, wie bei *Loligo*, *Phalangium* etc., von Anfang an sich so scharf von den benachbarten Zellen unterscheiden, dass sie sogleich in die Augen fallen, so kann dies nur auf einem histologischen Zufall beruhen. Man darf voraussetzen, dass sie in anderen Fällen sich eben so früh von den Somazellen sondern, sich aber weder durch ihre Größe, noch durch die ihrer Kerne scharf unterscheiden und so der Beobachtung entziehen. Ein gutes Beispiel dafür geben die Insecten (Heymons), wo sie in einigen Fällen sehr charakteristische Merkmale besitzen, in anderen aber vom Mesoderm kaum unterscheidbar sind. Vielleicht wird in Zukunft bei glücklicher Wahl der mikrotechnischen Methoden das frühe Auftreten der Genitalzellen noch öfter constatirt. Und wir dürfen dies um so mehr voraussetzen, als in allen obenerwähnten Fällen die Merkmale zur Unterscheidung der Genitalzellen von den übrigen Zellen (Größe und Form der Zelle und des Kernes, hellere Färbung) ganz zufällig und ohne besondere Bedeutung sind, auch gar keine Beziehung zu den Functionen der Zellen haben. Dieselben Merkmale können auch anderen Zellen eigen sein, und darum dürfen wir das in einigen Fällen eigenthümliche Äußere der Genitalanlage als einen »histologischen Zufall« ansehen. Den Schlüssel zum Verständnis der Differenzirung der Genitalzellen von den somatischen Zellen geben uns Beobachtungen, wie die von Boveri an *Ascaris*, wo wir zugleich den extremen Fall ihrer frühen Differenzirung vor uns haben. Hier lässt sich nämlich schon bei der Zweitheilung des Eies das eine Blastomer als das, welches die Genitalzellen liefert, unterscheiden: nur aus ihm gehen bei der weiteren Theilung die beiden neuen Zellen mit unverändertem Chromatin hervor, während bei der Theilung des anderen Blastomers die verdickten Enden der Chromosomen abgeworfen werden, also eine Reduction stattfindet. Aus den Zellen mit reducirtem Chromatin entstehen die somatischen Zellen, von den beiden nicht reducirten verliert die eine wieder bei der nächsten Theilung einen Theil ihres Chromatins, d. h. sie liefert ebenfalls Somazellen. So schreitet die Theilung bis zur 6. Zellengeneration fort, wobei immer nur eine einzige Zelle mit nicht reducirtem Chromatin übrig bleibt, und das ist die Urgeschlechtszelle; alle übrigen Furchungszellen sind somatische Zellen. Bei der weiteren Theilung der Urgeschlechtszelle kommt es nicht mehr

zur Reduction, sondern die Zelle erzeugt die Genitalzellen, bildet somit die Genitalanlage.

Wenn die Beobachtungen und Deutungen Boveri's durch weitere Forschung bestätigt werden, so wird es klar, dass ein ähnlicher Process auch bei der Sonderung der Genitalzellen der anderen Metazoen statthaben muss, und das liefert ein Criterium zur Unterscheidung der Genitalzellen von den Somazellen auch da, wo sie durch äußere Merkmale sich vor ihnen nicht auszeichnen.

Dem Aussehen nach ist die Genitalanlage bei *Loligo* der bei *Scorpio*, *Phalangium* etc. ganz ähnlich; ihre Entwicklung aber bei *Loligo* weiter zu verfolgen, ist viel schwieriger als bei den anderen genannten Thieren. Die Zellen werden nämlich durch weitere Theilungen viel winziger und behalten ihr charakteristisches Aussehen nicht so lange bei, wie die von *Phalangium*.

II.

Zweite Periode.

Die zweite Periode in der Entwicklung von *Loligo* ist dadurch charakterisirt, dass das Hinterende des Embryos schnell wächst, und dass sich die Seitentheile des Kopfendes (Kopflappen) beiderseits als Augenstiele ausstülpen. Das führt zur scharfen Differenzirung des Kopfes und Rumpfes. Zugleich verengt sich der Außentheil des Dotters vor den Armen, wesshalb sich der Dotter (Dotterorgan) vom Körper abhebt, indem er zu einem birnförmigen Auswuchs an seinem Vorderende wird. Je mehr der Embryo nach hinten emporwächst, desto mehr wandert der Dotter aus der äußeren Blase in den Embryo hinein und liegt dort von allen Geweben und der Darmhöhle durch seine Membran (Membran des Dotterorgans) getrennt, wie schon mehrere Forscher beschrieben haben.

Die Anlagen des Blutgefäßsystems. Mit dem Anfange der 2. Periode, wenn der Embryo sich nach hinten ausstreckt, fällt auch der Anfang der Entwicklung des Gefäß- und des Cölomsystems zusammen.

Die Entwicklung des Blutgefäßsystems ist so ausführlich und bis auf wenige Punkte so richtig von Bobretzky beschrieben und abgebildet worden, dass ich beinahe gar nichts hinzuzufügen habe. Weniger vollständig aber hat er die Entwicklung des Cölomsystems, d. h. der Niere und der Pericardialhöhle, untersucht, was auch

nicht Wunder nehmen darf, da ja damals diese Organe sogar anatomisch noch mangelhaft bekannt und in ihrem morphologischen Zusammenhang unaufgeklärt waren.

Die Anlagen des Blutgefäßsystems erscheinen als Höhlen oder Spalten im Mesoderm der Hinterhälfte des Embryos. Ein geräumiger Sinus von dieser Art liegt ganz hinten, zwischen Dotter und Schalendrüse (Taf. 6 Fig. 3, Taf. 8 Fig. 39, 41 *sin. post.*). Sein oberer, engerer Theil ist vom unteren durch eine dünne Membran (eine Schicht flacher Mesodermzellen) getrennt; der untere Theil enthält gar keine Zellen, sondern auf den Schnitten nur ein feinkörniges Sediment; im oberen Theile dagegen sind ziemlich viele Mesenchymzellen mit langen plasmatischen Auswüchsen zerstreut. Ein dicker Streif Mesodermzellen zieht von der unteren Wand des Embryos zum Dotter und halbirt den unteren Theil des Sinus (Fig. 3 *A*). Verfolgt man den Sinus auf den Querschnitten von hinten nach vorn, so sieht man jede Hälfte sich unten in ein langes, parallel der Mittelebene des Embryos nach vorn ziehendes Rohr fortsetzen: diese beiden weiten Rohre hat Bobretzky bereits richtig als die Anlagen der Schenkel der Hohlvene beschrieben (Fig. 3, 39, 40 *v. c.*). Der Obertheil des hinteren Sinus enthält Mesenchymzellen, erweitert sich nach vorn und ist hier weniger scharf von den Seitentheilen getrennt. Je mehr nach vorn, desto mehr verschiebt sich der hintere Sinus nach oben: unten liegt zwischen Dotter und Körperwand eine Masse von Mesodermzellen, und durch sie hindurch ziehen die Anlagen der Gefäße und der Cölomhöhlen. Bobretzky (l. c. pag. 33) nahm nun unrichtig an, dass »die Blutgefäßhohlräume der Oberseite des Embryos (d. h. der hintere Sinus) selten, nur bei ihrer besonders bedeutenden Entwicklung sich mit einander über der Bauchhöhle in der Mittellinie vereinigen«. Im Gegentheil, der hintere Sinus verschiebt sich nicht weit vom Hinterende des Körpers ganz nach oben, und sein Haupttheil liegt zwischen Dotter und Schalendrüse (Fig. 41). (Wenn an einigen Präparaten der späteren Stadien nur die Seitentheile des Sinus sichtbar werden, so liegt das an einer unregelmäßigen Contraction in Folge der Conservirung.) Später zieht sich der ganze Sinus, indem er sich verkleinert, gerade in der Mittelebene des Embryos zusammen. Vorn gehen von ihm an beiden Seiten je ein Ast zum Mantel ab — das sind die von Bobretzky beschriebenen Anlagen der Mantelvene (Fig. 4 *B*, *m.v.*).

Dieser hintere Sinus erscheint sehr früh und enthält zugleich mit den von ihm entsprossenen Ästen der Hohlvene das meiste Blut

des Embryos: auf einer Strecke umspült er unmittelbar den hinteren Theil des in den Embryo hineinragenden Dotters (siehe den Sagittalschnitt Fig. 5). Der Dotter ist hier von den Bluträumen des Embryos nur durch seine Membran getrennt: eben so umspült das Blut den Dotter unmittelbar auch im vorderen Stück der Hohlvene, in den Bluträumen der Augenstiele und im geräumigen Blutsinus der äußeren Dotterblase. Die bedeutende Berührungsfläche des Dotters und des Blutes erleichtert die Resorption des ersteren.

Später, wenn ganz hinten die geräumige Pericardialhöhle entsteht, verdrängt sie den Hintersinus immer mehr noch oben und presst ihn an den Dotter an; so wird er immer enger und verwandelt sich, wie wir das später sehen werden, in ein gewöhnliches Blutgefäß.

Den Angaben Bobretzky's von der Entwicklung der Centralorgane des Blutgefäßsystems (Herz, Kiemenherzen, Kiemenarterie und Venen) habe ich nur Weniges hinzuzufügen. Taf. 6 Fig. 3 stellt eine Reihe von schematischen Querschnitten durch den Embryo mit schon angedeuteten Centralorganen des Blutgefäßsystems dar. Auf dem hintersten Schnitt *A* zeigt sich der hintere Sinus (*sin.p.*); in dem durch eine Membran getrennten Obertheile des Sinus liegen Mesenchymzellen. Unten bildet jede Sinushälfte einen Vorsprung, von dem jederseits als Rohr ein Schenkel der Hohlvene nach vorn zieht, und diese Hohlvenenäste (*v.c.*) sind auch auf allen weiteren Figuren sichtbar. Vor der Darmanlage vereinigen sich die beiden Röhren und ziehen als unpaare Hohlvene (V. cava s. V. cephalica) ventral weiter (vgl. mehrere Abbildungen von Bobretzky). Anfänglich hat die Hohlvene keine eigenen Wandungen und umgiebt, ventral und lateral von Mesodermzellen begrenzt, oben unmittelbar den Dotter. Vorn wird sie immer weiter, umgiebt den Dotter in immer größerer Ausdehnung und öffnet sich in die geräumigen Blutsinuse der Augenstiele, die das Gg. opticum umgeben und in ihrem hinteren Theile besonders weit sind. Die eigenen Wandungen der Hohlvene entstehen erst allmählich von hinten nach vorn.

Nach außen von den Ästen der Hohlvene liegt jederseits ein Blutraum, die Anlage der Kiemenarterie und des Kiemenherzens der betreffenden Seite (Fig. 3 *B*, *a.c.br*). Er steht mit dem Hohlvenenast in Zusammenhang (s. links in Fig. 3 *B*). Über den Hohlvenenästen verlaufen ziemlich weit von einander als 2 viel engere Rohre die Anlagen des arteriellen Herzens, das sich folglich

aus zwei getrennten Anlagen, die später in der Medianlinie verschmelzen, entwickelt. Indessen nur die hinteren Stücke der Rohre liefern das Herz — die vorderen werden zu den Kiemenvenen Fig. 3 *c*, Figg. 40, 41 *c*). Die Rohre scheinen übrigens unabhängig von den anderen Höhlen des Blutgefäßsystems zu entstehen; es gelang mir wenigstens nicht, ihren früheren Zusammenhang mit dem hinteren Blutsinus oder den Anlagen der Kiemenarterien zu beweisen. Später jedoch gehen die Kiemenarterien und Kiemenvenen an der Basis der Kiemenanlagen unmittelbar in einander über (Fig. 4 *F*, *a.br.*, *v.br.*).

Die Anlagen des Cölomsystems. Nach Bobretzky (p. 29) treten die Anlagen der Nierensäcke als ein Paar Höhlen im Mesoderm beiderseits vom Darme zwischen den Hohlvenenanlagen, den Kiemenvenen und den Kiemenarterien auf. »Gerade in der Mitte zwischen diesen drei mit einem feinkörnigen Niederschlage erfüllten Blutlacunen befindet sich eine ziemlich geräumige Höhle von mehr oder minder dreieckiger Form; sie ist mit ihrer Spitze gegen die Oberfläche des Analhügels gerichtet und umgreift mit ihrer Basis die Kiemenvene. Sie unterscheidet sich schon auf den ersten Blick von den Venenlacunen, zwischen denen sie liegt, dadurch, dass sie gleich der Darmhöhle keinen Niederschlag enthält und leer erscheint. Ihre innere Bekleidung hat einen epithelialen Charakter, wobei besonders die Wandung, mit der sie sich an die Hohlvene anlehnt, aus einer Schicht ziemlich hoher beinahe cylindrischer Zellen besteht.« Diese paare Höhle ist die Nierenanlage.

Bobretzky theilt auch Einiges über die Entwicklung der sekundären Leibeshöhle oder der Pericardialhöhle von *Loligo* mit. Diese »Bauchhöhle« entsteht nach ihm als Spalten im Mesoderm lateral rings um die Anlagen des arteriellen und des Kiemenherzens jeder Seite. »Gleich dem arteriellen Herzen besteht auch die Bauchhöhle aus zwei lateralen Theilen, die noch gar nicht mit einander communiciren. In jedem Theil liegt einerseits vollkommen frei das Kiemenherz, andererseits stülpt sich in sie die entsprechende Hälfte des arteriellen Herzens hinein« (l. c. p. 30).

Bobretzky blieb die wichtige Thatsache unbekannt, dass die Anlagen der Niere und des Pericardialsackes (»Bauchhöhle«) lateral mit einander in unmittelbarer Verbindung stehen und nur die Theile einer sehr unregelmäßigen Höhle sind, die auf jeder Seite zwischen den Leibeswandungen und dem Dotter in den Räumen zwischen den Blutgefäßanlagen entsteht.

In dem Stadium, wo die Anlagen der Theile des centralen Blutgefäßsystems zuerst deutlich werden, zeigen sich auch die von Bobretzky richtig beschriebenen Nierenanlagen. Im schematischen Querschnitte Fig. 3 *D* sind es zwei birnförmige Höhlen, die beiderseits vom Darme zwischen Hohlvene, Herzanlage und Kiemenarterie liegen, und deren Wand, wie Bobretzky richtig angiebt, aus epithelartig angeordneten Zellen besteht (Fig. 40, 41 *Coel.N.*). Besonders dort, wo sie an die Hohlvenen angrenzen, bilden die Nierenzellen ein echtes Cylinderepithel.

Das weite Unterende dieser Höhle mit seinen echt epithelialen Wänden liegt zwischen den drei oben genannten Gefäßen: oben, nach außen von der Herzanlage, verengt sich die Nierenhöhle in ein Röhrchen, das sich fast im Mesoderm verliert; auf 2 oder 3 Schnitten hinter einander aber überzeugt man sich davon, dass es sich etwas höher, an der Grenze des hinteren Sinus, wieder zu einem runden Rohr erweitert. Hier macht die Nierenblase (oder richtiger gesagt Cölomblase, da der obere Abschnitt schon zur Pericardialhöhle gehört) ein Knie nach hinten. Auf einer Schnittserie sieht man diese kleine Höhle, in die sich, wie wir sahen, das enge Nierenrohr öffnet, weiter nach hinten ziehen parallel zur Herzanlage und über den Anlagen der Kiemenarterie und des Kiemenherzens Fig. 3 . In ihrem ganzen Umfange liegt sie der Wand des hinteren Sinus dicht an; sie zieht sich dabei in die Quere aus, wird sogar flachgedrückt und reicht weit nach hinten, über die Anlagen des Herzens, der Kiemenarterie und des Kiemenherzens hinaus, bis da, wo sich die Hohlvenenäste in den hinteren Sinus öffnen. Hier liegt sie nach außen von letzteren als enger Spalt zwischen den Wandungen des Hintersinus und der dicken Schicht Mesodermzellen (Fig. 39, 41 *coel. peric.*).

Die schon Bobretzky bekannte Nierenhöhle ist folglich nur ein Theil einer gemeinsamen Höhle; diese besteht nämlich aus einem horizontalen Abschnitt, der von ganz hinten bis zur Ebene des Darmcanals reicht, und einem verticalen Sack mit epithelialer Wand. Letzterer ist die Nierenanlage, der horizontale Abschnitt, mit dem er durch ein enges Rohr in Verbindung steht, die Anlage der Pericardialhöhle. Eine Höhle aber, die die Nieren- und Pericardialanlage bildet, ist als Cölomhöhle aufzufassen.

Ein späteres Stadium zeigt die in Fig. 4 abgebildete Reihe schematischer Querschnitte. Hier ist das Blutgefäßsystem schon bedeutend weiter gediehen: das Herz (*c*) ist — wie sämmtliche Theile

des Blutgefäßsystems zu Beginn ihrer Entwicklung — unverhältnismäßig weit und liegt als gebogener Schlauch unter dem Dotter. Die Kiemenherzen (*c.c.* sind auch gewachsen und von den Kiemenarterien scharf gesondert. Die Niere (*N* ist etwas größer geworden und liegt schon nicht nur seitlich vom Darm, sondern zieht viel weiter nach hinten (Fig. 4 *B*; ihre Wände sind wie früher epithelial, besonders da, wo sie sich an die Hohlvene anlegen. Stellenweise sind sie gefaltet, was auf ihr bedeutendes Wachsthum hinweist.

Die Pericardialhöhle (*P*) unterscheidet sich von der Nierenhöhle bedeutend durch den Bau ihrer Wände; diese bestehen aus kleinen Zellen, die ein flaches Epithel bilden. Auf dem hinteren der angegebenen Schnitte (Fig. 42 *Per*: Fig. 4 *A*, *p*), der das Herz getroffen hat, zeigt sie sich oben, zwischen Herz und Kiemenherz und unten zwischen letzterem und der Hohlvene. Beide Abschnitte umgürten das Herz fast ganz; nur ein kleines Häufchen Mesodermzellen vereinigt das Kiemenherz mit der Leibeswand und trennt so die beiden Abschnitte der Pericardialhöhle. Wahrscheinlich communiciren sie mit einander in dem engen Raume zwischen dem Herzen, der Hohlvene und der Kiemenvene (s. Fig. 4 *A*, die der Fig. 42 entspricht), aber ganz sicher kann ich das nicht behaupten, da die geringe Breite dieses Zwischenraumes das Lumen der Höhle zu verfolgen nicht zulässt. Die Wand des oberen Abschnittes der Pericardialhöhle bildet schon die Anlage der Pericardialdrüse, die sich in die Wand des Kiemenherzens einstülpt (*P.dr.*, *Per.dr.*)

Fig. 4 *B* zeigt nur den oberen Abschnitt der Pericardialhöhle: unten, zwischen Vene und Kiemenherzen, liegt ein kleines Stück Niere, das man dank seinem Cylinderepithel mit der Anlage der Pericardialhöhle gar nicht verwechseln kann.

In Schnitt *C* und *D* liegt der Obertheil der Pericardialhöhle nach wie vor zwischen Körperwand, Dotter und Kiemenvene. Der Dorsalsinus wird gerade durch das Wachsthum der Pericardialhöhle nach oben verdrängt und immer kleiner Fig. 4 *D*, *sin.p.* Die Niere liegt zwischen Kiemenarterie, Kiemenvene und Hohlvene und ist von der Pericardialhöhle durch die Kiemenvene getrennt Fig. 43.

In Fig. *D* liegt das untere Ende der Pericardialhöhle außerhalb der Hohlvene ganz dicht am äußeren Theile der Niere; auf Fig. *E* geht es in einen weiten Canal über, der zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene hinzieht und in die Niere führt, so dass durch ihn diese mit der Pericardialhöhle communicirt. Das Cylinder-

epithel der Niere setzt sich auch in den Canal fort und wird erst im Pericard durch ein flaches Epithel ersetzt.

Der letzte Schnitt *F* endlich zeigt Niere und Pericard wieder getrennt nahe an ihrem Vorderende: etwas weiter nach vorn verschwinden beide Höhlen. Im Raume zwischen beiden fließen die Kiemenarterie und die Kiemenvene zusammen (*a.br.*, *v.br.*).

Diese Querschnitte lehren folglich die weitere Entwicklung der Anlagen von Niere und Pericard kennen. Besonders schnell bildet sich letzteres aus: seine Höhle ist bedeutend gewachsen und umfasst mehr oder minder einige Theile des Blutgefäßsystems. Die frühere Communication zwischen horizontalem und verticalem Abschnitte der Cölomhöhle ist nicht nur unversehrt geblieben, sondern sogar bedeutend weiter geworden. So bilden denn Niere und Pericard noch immer die Theile einer in ihren Contouren sehr unregelmäßigen Höhle.

Die Nierenanlage behält, wie oben gesagt, ihre anfängliche Lage zu beiden Seiten des Darmes bei, wächst dabei aber bedeutend nach hinten und wird so jederseits zu einem langen Sacke. Die Pericardialhöhle zieht, wie vorher, viel weiter nach hinten als die Niere und ist daher in Fig. 44, dem hintersten Schnitte der Serie, noch sichtbar. Wahrscheinlich verlaufen ihre ersten Stadien sehr schnell; wenigstens zeigten von Embryonen, die sich äußerlich gar wenig von einander unterscheiden, der eine noch keine Spur von ihr, der andere hingegen sie schon sehr vorgeschritten. Auch der Unterschied in der Entwicklung des Blutgefäßsystems und der Pericardialhöhle in den beiden Stadien ist nicht unbedeutend. Dabei konnte ich aber, obgleich ich über ein außerordentlich großes Material verfügt und sehr viele Präparate gemacht habe, keinen Übergang zwischen beiden Stadien finden. Ferner tritt in Fig. 3 und 4 ein bedeutender Unterschied in der Entwicklung des Mantels hervor: während in Fig. 3 (Fig. 39—41) seine Anlagen erst 2 laterale Vorsprünge (*Mn*) sind, haben sie sich in Fig. 4 (Fig. 42 u. 43) schon unten der ganzen Mediane entlang vereinigt. Auf vielen Präparaten von Zwischenstadien, wo diese Vorsprünge immer länger werden und sich immer mehr einander nähern, bewahrt die Anlage des Pericards stets denselben Charakter, wie zur Zeit der Anlage des Mantels (Fig. 3), um später auf einmal in solchen Dimensionen aufzutreten, wie wir es in Fig. 4 sehen.

Auf allen Präparaten, die das Pericard zeigen, erscheint es auf einmal schon ziemlich lang, und ich möchte daher annehmen, dass es sich in der That sehr rasch entwickelt, um so mehr, da es nicht

durch Wachsthum und Theilung irgend welcher zelligen Anlagen, sondern durch einfaches Auseinanderschieben von schon existirenden Zellen entsteht. Vielleicht collabirt auch bei der Schrumpfung des Embryos durch die Reagentien das erst schwache Lumen des Pericards völlig, und so entzieht sich die Höhle, deren noch unvollständige Wände aus embryonalen Zellen bestehen, der Beobachtung gänzlich. Als mechanische Ursache der Bildung der Pericardialhöhle bei den Cephalopoden ist vielleicht der von der Flüssigkeit in den Nierensäcken ausgeübte Druck anzusehen. Wahrscheinlich beginnen die Nierenanlagen, die ja der Vena cava direct anliegen, sogleich ihre excretorische Thätigkeit, die um so nothwendiger ist, als hier ja gar keine provisorischen Excretionsorgane auftreten. Die Flüssigkeit in der Niere sucht dann einen Austritt und ergießt sich nach der Seite des geringsten Widerstandes, d. h. ins Mesoderm zwischen Körperwand, Dotter und Blutgefäße. Nun werden die Mesodermzellen, die dieser Flüssigkeit anliegen, zu einem platten Epithel und bilden so die selbständigen Wandungen der neuen Höhle. Diese umhüllt die Blutgefäße, enthält die aus den Nieren stammende Flüssigkeit und bildet so das Pericard.

Schon Bobretzky hat richtig den Unterschied im Inhalte der Blutgefäße einerseits und der Nieren und des Pericards andererseits angegeben: jener bildet in den Präparaten einen dichten feinkörnigen Niederschlag, der sich mit Carmin und besonders mit Theerfarbstoffen (z. B. Orange G) gut färbt; Nieren und Pericard dagegen sind ganz leer, ungefärbt und durchsichtig. Das kommt wohl daher, dass die Flüssigkeit in letzteren keine Eiweißstoffe in genügender Menge enthält, da ja der Niederschlag gerade dieser Körper den feinkörnigen Inhalt der Blutgefäße bildet. Und dies ist ganz natürlich, da Nieren und Pericard nur die Excrete des Embryos enthalten.

Dieser Unterschied tritt aber besonders scharf nur später hervor; zu Anfang ihrer Bildung sind die Blutgefäße sehr arm an körnigem Inhalte, und ihre Höhle unterscheidet sich im Äußeren nur wenig von der der Nieren und des Pericards.

Die beiden Pericardialsäcke, die beiderseits im Embryo entstehen, bleiben in dem eben beschriebenen Stadium von einander gesondert; ihre Vereinigung zum einheitlichen Pericard geschieht erst später.

Entwicklung der secundären Leibeshöhle, der Niere und des Herzens der Cephalopoden im Vergleiche zu der bei anderen

Mollusken. Die obigen Untersuchungen zeigen, dass die Entwicklung der Niere und des Pericards bei den Cephalopoden ganz wie bei den anderen Mollusken, besonders bei den Gastropoden, verläuft. Im Embryo bildet sich beiderseits vom Darme ganz hinten ein Paar Cölomhöhlen, und ein Theil jeder Höhle wird zur Niere, der andere zur Pericardialhöhle. Der Unterschied in der Entwicklung dieser Organe bei *Loligo* und den Gastropoden (z. B. *Paludina* nach Erlanger, *Limax* nach Schalfejew) besteht darin, dass bei den Gastropoden die Cölomhöhle zur Pericardialhöhle wird, von der später ein Theil als Rohr zur Körperwand hin zieht und so die Niere liefert. Bei den Cephalopoden hingegen entsteht die Nierenanlage selbständig gleich an der definitiven Stelle, und von Anfang an zerfällt der zu einem Knie gebogene Cölomsack in einen Nieren- und einen Pericardabschnitt. Ich vermuthe sogar, dass die Niere mit ihrem Epithel zuerst erscheint; sie liegt an beiden Seiten des Darmes zwischen der Körperwand und der Herzanlage, und erst später geht von ihr nach hinten der dünnwandige Horizontalabschnitt des Cöloms, die Anlage des Pericards, aus. Wenigstens ist auf allen Präparaten, wo das Pericard kaum erst bemerkbar wird, der Nierensack schon scharf ausgeprägt. So verwandelt sich bei den Gastropoden die zuerst entstandene Cölomhöhle in das Pericard, von dem erst später die Niere ausgeht; bei den Cephalopoden dagegen differenzirt sich vielleicht zuerst die Niere, und aus ihr wächst das Pericard aus. Dieser Unterschied in der Reihenfolge stört aber die morphologische Ähnlichkeit in den Anlagen beider Organe in ihren gegenseitigen Beziehungen bei den Cephalopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden gar nicht: es sind echte Cölomgebilde, die der secundären Leibeshöhle und den Nephridien der Anneliden entsprechen. Die vergleichend anatomischen Untersuchungen Grobben's [2], die den cölomatischen Charakter des Pericards der Cephalopoden aufgeklärt und seine Beziehungen zur Niere aufgehellt haben, werden so durch die Ontogenese bestätigt.

Weniger vollständig ist die Ähnlichkeit in der Entwicklung des Herzens, und zwar in den Beziehungen der Herzanlage zum Pericard. Bei den Mollusken, wo die Entwicklung des Herzens gut bekannt ist (*Cyclas*, *Paludina*), bildet sich das Herz durch eine rinnenförmige Einstülpung der Wandung des Pericards; die Rinne schließt sich und wird zum Herzen. Bei den Cephalopoden hingegen sind die Anlagen des Herzens vom Pericard ganz unabhängig: es sind ein Paar feine Rohre, die einander parallel hinten im

Mesoderm verlaufen. Sie existiren schon, wenn das Pericard erst auftritt, und zwar weit davon entfernt. Mithin kann hier von der Bildung des Herzens durch Einstülpung des Pericards keine Rede sein. Das Herz tritt vielmehr ganz unabhängig vom Pericard auf; in den Ventrikel verwandeln sich, wie gesagt, die hinteren Abschnitte der beiden Rohre, während die vorderen zu den Vorhöfen und Kiemenvenen werden. Und nur die Vorderenden haben ähnliche topographische Beziehungen zum Pericard, wie bei anderen Mollusken. Sie liegen nämlich da, wo der Nierenabschnitt der Cölomhöhle durch ein enges Rohr mit dem Pericardabschnitt communicirt. Der Canal zwischen beiden umgiebt das Vorderende des Herzrohres, und so liegt dieses wie in einer Einstülpung des Cölomsackes an der Grenze zwischen Niere und Pericard (Fig. 3 *D*, *c*; 4 *E*, *c.br*), also ganz ähnlich wie bei den Lamellibranchiern und Gastropoden. Diese Ähnlichkeit beschränkt sich aber nur auf die Lage: die Einbuchtung der Cölomwand, in der das Vorderende des Herzens liegt, betheiligt sich an der Entwicklung dieses Organs gar nicht, vielmehr entsteht letzteres unabhängig vom Pericard, und erst später umschließt das Pericard das Herz wie bei den anderen Mollusken.

Trotzdem erinnern die topographischen Beziehungen des Herzens, der Cölomhöhle und des Darmes auf einem gewissen Stadium bei den Cephalopoden nicht unbedeutend an die gegenseitigen Beziehungen dieser Organe bei den anderen Mollusken im Embryo oder sogar nach Beendigung der Entwicklung. Wenn man meine Abbildungen mit den schematischen Figuren der Herzentwicklung bei Lamellibranchiern im Lehrbuch von Korschelt & Heider (3. Bd. pag. 972 Fig. 573) vergleicht, so erinnert die Lage dieser Organe bei *Arca*, die erwachsen zwei gesonderte Herzen mit zwei Pericardialsäcken hat, außerordentlich an die Beziehungen der Vorhöfe und der Kiemenvenen von *Loligo* zum anliegenden Cölomsacke.

Entwicklung des Nervensystems im Laufe der zweiten Periode. Im früheren Stadium haben wir die Anlage des Visceralganglions als einen länglichen Zellenstreifen, der sich weit hinter der Otocyste hinzieht und hinten noch mit dem äußeren Ectoderm zusammenhängt, verlassen (Taf. 8 Fig. 33, 34). Die weiteren Umgestaltungen des Visceralganglions bestehen darin, dass seine Anlage bedeutend dicker und kürzer wird und sich zu einer compacten, im Querschnitt dreieckigen Masse zusammenzieht. Sie behält ihre Lage unmittelbar hinter der Otocyste, die ebenfalls bedeutend gewachsen ist (Fig. 35,

noch bei. Dann aber gleitet sie anscheinend dem Hinterrande der Otocyste entlang etwas nach oben und ein wenig nach vorn, so dass sie allmählich ihre definitive Lage auf der Oberwand der Otocyste annimmt (Fig. 36, 37).

Zu gleicher Zeit wird das untere Ende des Visceralganglions dünner und zieht sich in 2 Zweige aus: der eine verläuft nach hinten zu den Kiemen und dem Darme, wo er allmählich im Mesoderm verschwindet; der andere biegt, indem er allmählich dünner wird und sich an das Ectoderm fest anschließt, nach vorn zur Otocyste hin um (Fig. 36). Durch den Vergleich vieler Präparate komme ich zu dem Schlusse, dass diese Zweige des Visceralganglions eigentlich gar nicht aus ihm hervorgewachsen, sondern ein Theil des primären Zellenstreifens sind, der anfänglich durch die Delamination des Ectoderms entstanden war. Ein Theil dieses Streifens verdickt sich nämlich zum Ganglion, der andere aber bleibt liegen und verwandelt sich, je weiter sich das Ganglion entfernt, immer mehr in ein langes Band zur Verbindung des Ganglions mit seiner Bildungsstelle. Noch etwas später verschiebt sich letzteres auf die Oberseite der Otocyste und ist hinten in einen ziemlich dicken, sogleich in zwei Zweige auslaufenden Stamm ausgezogen. Der eine Zweig verläuft zwischen Dotter und Hohlvene nach hinten zum Darmcanale, der andere nach vorn zur Otocyste und zur Oberwand des schon vollkommen ausgebildeten Trichters (Fig. 37).

Man überzeugt sich leicht davon, dass diese beiden langen Zellenfäden aus den Auswüchsen entstehen, die erschienen waren, als das Visceralganglion seine ursprüngliche Lage zu verändern begann. Ich glaube, diese Auswüchse sind die Anlagen des Visceralnerven und des hinteren Trichternerven (»nerf postérieur de l'entonnoir« von Chéron); bei dem erwachsenen *Loligo* liegen beide Visceralnerven nach dem Austritte aus dem Ganglion eine Strecke lang einander sehr dicht an; im Embryo entstehen sie, der selbständigen Entwicklung der beiden Visceralganglien gemäß, auch ganz unabhängig aus den beiden Ganglien und weit von einander; erst später rücken sie wohl zusammen.

Dasselbe Stadium zeigt auch den Austritt des 3. Nerven, des Mantelnerven N. pallealis. Er entspringt aus dem Visceralganglion bedeutend höher und nach außen von den beiden genannten Auswüchsen und zieht schräg nach hinten und oben zum Sternganglion, was auf den Querschnitten leicht zu sehen ist. Histologisch ist er bereits viel

weiter als die Anlagen der beiden anderen Nerven: seine Fasern und ihr Übergang in die centrale Fasermasse des Visceral- und des Sterngangliens sind deutlich. Dagegen bestehen jene noch aus Zellen, die den ganglienbildenden Zellen ähnlich sind; in dem kurzen Stamme aber, zu dem sich diese beiden Auswüchse vereinigen, um in das Visceralganglion überzugehen, verlaufen schon die Fasern, und von der centralen Fasermasse des Ganglions ziehen 2 Bündel (augenscheinlich für die beiden Nerven) zum Stamme hin.

Die Entwicklung des nun schon ganz fertigen Mantelnerven habe ich in den früheren Stadien nicht verfolgen können. Beim Visceralnerven und dem hinteren Trichternerven aber ist der Umstand von einigem Interesse, dass sie nicht vom Visceralganglion zu den innervirten Organen hin auswachsen, sondern sich aus der primären Zellenmasse, die zur Bildung des Ganglions gedient hatte, differenziren, indem sie als Reste dieser Anlage erscheinen. Je weiter sich das Visceralganglion entwickelt, desto mehr entfernt es sich von der Stelle seiner Entstehung und zugleich theilweise von den Organen, die es später innervirt. Die Auswüchse, die hierbei anscheinend immer an derselben Stelle zurückgelassen werden, liefern die Nerven, die also von Anfang an ihren Endorganen, zu denen sie später hin wachsen, näher liegen.

Außer den 3 aus dem Visceralganglion entspringenden Nervenstämmen zeigt sich bei der Verschiebung des Ganglions von der Hinterseite der Otocyste auf die Oberseite ein Auswuchs, der keinen Nerven liefert und nur provisorisch, embryonal ist. Auf Sagittalschnitten, die so weit nach außen geführt sind, dass sie hinten nicht den Körper selbst, sondern nur den Mantel und die Seitenflügel des Trichters treffen, sieht man (Fig. 38 hinter der Otocyste und dem Visceralganglion einen dicken Zellstreifen ausgehen, der sich nach unten zur Haut wendet. Seine Kerne sind kleiner und färben sich mit Hämalaun stärker als die Kerne des Ganglions, und so erscheint der ganze Streifen tiefer gefärbt; er berührt die Haut gerade da, wo die Trichterfalte anfängt. Von hier aus erstreckt sich ventral eine starke Ectodermverdickung, die sich auch intensiv färbt (Fig. 38 *ect*); der beschriebene vom Visceralganglion ausgehende Zellstreifen kommt ihr so nahe, dass er bei schwacher Vergrößerung als ihre unmittelbare Fortsetzung erscheint. Bei stärkerer Vergrößerung aber sieht man beide Gebilde durch einige Mesodermzellen von einander getrennt. Ich glaube, diese Trennung erfolgt erst in einem so späten Stadium, wie das abgebildete; der Zellstreifen, der das

Ganglion mit dem Ectoderm verbindet, ist unzweifelhaft nur der Rest jenes langen Streifens, der die Anlage des Ganglions war und hinten seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm bewahrt. Bei der Verschiebung des Ganglions über die Otocyste hin bleibt ein Rest von ihm liegen und wird in seinem Zusammenhang mit der ventralen Ectodermverdickung nur ganz wenig durch das Einschieben einiger Mesodermzellen gestört.

Der Streifen ist mithin ein Rest der Anlage des Visceralganglions, wie die oben beschriebenen Auswüchse; während aber letztere den Visceral- und den hinteren Trichternerven (Nervus posterior infundibuli) liefern, atrophirt der Streifen allmählich, und so verliert das Ganglion seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm ganz.

In meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers Faussek 1) habe ich schon bei Erwähnung der secundären Ectodermeinstülpung, die sich an jede Kopfganglionanlage anschließt, darauf hingewiesen, dass eine gleiche Einstülpung unter Anderem auch bei *Peripatus* existirt. Nun kann ich bei Besprechung des Zusammenhanges der Visceralganglien mit der Haut durch einen sich tief färbenden Zellstreifen wiederum auf eine ähnliche Erscheinung verweisen. Die beiden Bauchstränge von *Peripatus* entwickeln sich nämlich aus Verdickungen des Ectoderms und bleiben, wenn sie sich vom Ectoderm abspalten, doch noch in jedem Segment durch je zwei Streifen verbunden, die vom Nervenstrange zu einer starken Verdickung der Haut ziehen. Letztere, Kennel's Ventralorgan, bleibt beim Embryo in Zusammenhang mit den Nervenstämmen eben durch den Streifen, der aber immer dünner wird; die Ectodermverdickung selbst verkleinert sich, und ihre Zellen dienen nach Kennel zum weiteren Aufbau der Epidermis. Der andauernde Zusammenhang der Visceralganglien von *Loligo* beiderseits mit einer Hautverdickung ist zweifellos analog; zwar besteht sie hier nur bei einem einzigen Ganglienpaare, wiederholt sich dagegen bei *P.* in jedem Segmente — das stört wohl aber die Analogie nicht (vgl. Fig. 30, 43 u. 44 von Kennel).

Die oben beschriebenen Auswüchse des Ganglions — der äußere und der innere mit seinen beiden Zweigen — sind auch auf Querschnitten sichtbar. Den äußeren Auswuchs hat schon Bobretzky abgebildet Fig. 51 u. 75), aber nicht vom Mesoderm, das dem Ganglion anliegt und die Trichterfalte ausfüllt, unterschieden, wie er denn überhaupt die ectodermale Anlage des Ganglions nicht vom Mesoderm unterschied, sondern direct davon ableitete. Nach B.

liefert der äußere Auswuchs des Ganglions den hinteren Trichternerven; das ist aber nicht richtig, da dieser Nerv sich zugleich mit dem Visceralnerven aus dem inneren Auswuchse differenzirt, während der äußere Auswuchs allmählich atrophirt.

Ich habe schon früher (Faussek 1) den zelligen Verbindungsstrang beschrieben, der lange den Zusammenhang zwischen den optischen Ganglien und den Ectodermverbindungen der Kopflappen unterhält, und habe auch auf diese bemerkenswerthe Analogie in der Entwicklung bei den Cephalopoden und *Peripatus* hingewiesen.

Die äußere Ectodermverdickung, an die sich der äußere Auswuchs des Ganglions anschließt, und die sich jenseits der Trichterfalte an der Innenseite des Mantelkragens fortsetzt, atrophirt später ebenfalls, ohne irgend welche Organe geliefert zu haben.

Die Entwicklung der Sterngan glien (G. stellata), deren Anlagen erst in der 2. Periode gleichzeitig mit dem Auswachsen der Mantelfalte auf die Oberseite des Embryos erscheinen, habe ich nicht verfolgen können. Sie treten, wie Bobretzky richtig beschreibt, nahe beim Hinterende des Körpers, sobald dieses sich vom Kopfe abtrennt und nach hinten verschiebt, als »zwei kleine Hügelchen« auf, die »symmetrisch beiderseits von der Medianfläche des Embryos und unmittelbar unter dem dorsalen Mantelrande liegen«. Nach Bobretzky, der überhaupt die mesodermale Abstammung des Nervensystems der Cephalopoden zu beweisen strebt, tritt in der Entwicklung der Sterngan glien »mit besonderer Klarheit die Theilnahme des Mesodermblattes hervor« (p. 49). Ich kann nur angeben, dass die ersten Stadien der Sterngan glien ungemein schwer zu verfolgen sind, da ihre Zellen den umgebenden Mesodermzellen sehr ähnlich sind. An den Präparaten, die das Ganglion klar zeigen, ist es schon zu weit entwickelt: es besteht schon aus einem compacten Zellenhaufen mit den Anlagen der Fasersubstanz im Centrum. Dieser Haufen ist an das Ectoderm dicht angedrückt, aber doch scharf davon abgegrenzt. Auch vom Mesoderm ist es scharf genug abgegrenzt, aber seine Zellen sind denen des letzteren durchaus ähnlich. Obgleich es nicht zu bezweifeln ist, dass auch die Sterngan glien aus dem Ectoderm entstehen, so kann man sich dennoch nur schwer davon überzeugen, dass Bobretzky im Unrecht ist, wenn er den mesodermalen Ursprung dieser Ganglien behauptet.

Die weitere Entwicklung der Kopfgan glien habe ich schon in meiner oben erwähnten Arbeit beschrieben. Die Anlage zerfällt jederseits in das G. cerebrale, das dem Stomodäum anliegt, über

das hinüber beide Kopfganglien durch eine Commissur verbunden sind, und in das G. opticum, das unten dünner wird und in einen Stiel übergeht. Dieser bleibt im Zusammenhang mit der Ectodermverdickung der Augenstielwandung, d. h. mit der primären Verdickung der Kopflappen, von der das Kopfganglion entsteht.

Zugleich bildet die hintere Augenstielwand hinter und unter dem Auge eine sackartige compacte Einstülpung, die Bobretzky für die Anlage des Augenknorpels ansah, während ich gezeigt habe, dass sie sich mit dem später atrophirenden Unterende des optischen Ganglions vereinigt und den Cerebraltuben der Pulmonaten sowie den Riechgruben der Nemertinen und Anneliden entspricht.

Die Pedalganglien sind noch weit von einander entfernt: ihre Oberenden wachsen in die Connective zu den Kopfganglien aus.

III.

Dritte Periode.

Die zweite Entwicklungsperiode von *Loligo* ist, wie schon gesagt, durch das Auswachsen des Hintertheiles des Körpers und die stärkere Entwicklung der Augenstiele charakterisirt; der Embryo ähnelt jetzt einem Hammer mit kurzem Griffe, und obgleich er sich schon merklich vom äußeren Dotter trennt, so ist er doch im Vergleich zu diesem noch sehr klein. Die 3. Periode nun (vgl. oben pag. 86, Fig. 3) umfasst ältere Embryonen, deren Körper aber den äußeren Dotter an Größe noch nicht übertrifft. Im Laufe dieser Periode wächst der Embryo hinten stark in die Länge und wird bedeutend dicker, die Augenstiele treten nicht mehr so stark wie früher hervor, und die Embryonen nehmen allmählich die definitive Form an. Der größte Theil des Dotters hat sich ins Innere des Embryos zurückgezogen, und so ist die äußere Dotterblase etwas kleiner geworden. Die Entwicklung der inneren Organe ist so weit fortgeschritten, dass wir im Grunde genommen schon den vollständigen Organencomplex des erwachsenen Thieres vor uns haben.

Charakteristisch für diese Periode ist auch das Erscheinen des Pigmentes in dem bisher ganz glasartigen, farblosen Embryo: die ersten Pigmentkörnchen treten in den Retinazellen, den Chromatophoren der Haut und den Zellen des Tintenbeutels auf. Ferner die starke Degeneration der Kerne im hinteren Abschnitte der Dotter-

organhülle und die Bildung der Falten, die die Augenstiele und die Basis der Arme umwachsen.

Nieren- und Pericardialhöhle. Die Umwandlungen der Nieren während dieser Periode hat Bobretzky richtig beschrieben und nur ihren ziemlich leicht ersichtlichen Zusammenhang mit dem Pericard nicht bemerkt. Im Anfang der 3. Periode (der Embryo hat stark vorspringende Augenstiele, Fig. 49, 50) begleiten die Nieren nach wie vor die Äste der Hohlvene aufs strengste und verlaufen bis ganz nach hinten. Dort bilden sie etwa dreieckige, durch eine dünne Wand getrennte Säckchen, die jedes zwischen dem entsprechenden Hohlvenenast und der unteren Körperwand liegen. Letztere besteht hier aus kleinen flachen Ectodermzellen, und die ihr anliegende Nierenwand hat ebenfalls ein flaches Epithel. Dagegen besteht die innere oder obere Nierenwand, die dem Hohlvenenaste und theilweise dem Kiemenherzen anliegt, aus ziemlich hohem Cylinderepithel, wie das Bobretzky auch richtig beschrieben und abgebildet (s. seine Fig. 64 u. 65) hat.

Etwas weiter nach vorn, vor dem Kiemenherzen legt sich jede Niere nicht nur von unten, sondern auch von der Seite an den Hohlvenenast an und umschließt ihn von außen. Dem im Querschnitte dreieckigen Hohlvenenast entsprechend ist die Niere einer Bohne ähnlich; ihre Wand besteht da, wo sie die Hohlvene umfasst, aus cylindrischem, sonst aus flachem Epithel.

Noch weiter nach vorn, im Gebiete des Darmcanals, trennt sich die Niere von der äußeren Körperwand und liegt nun der Vene nur von einer Seite an. Die Äste der Hohlvene sind seitlich vom Darm nach oben stark zusammengedrückt; die Nieren liegen ihnen als ziemlich große ungefähr ovale Säcke an, und ihre Wand ist noch wie früher beschaffen. Hier communicirt auch jede Niere durch einen engen Canal mit dem Pericard (Fig. 49) und erstreckt sich dann noch weiter nach vorn, etwas weiter als die Pericardhöhle (Fig. 50).

Einstweilen existiren weder die äußeren Nierenöffnungen, noch die den Cephalopoden eigene Communication der beiden Nieren unter einander.

Das Pericard bestand bisher aus einem Paar Säcken, von denen jeder, wenn auch unvollständig, Herz und Kiemenherz umgab. Sein primärer paarer Ursprung bleibt vorn bestehen, wo es als 2 weite Säcke neben dem Darm liegt (Fig. 49); jeder Sack ist mit der entsprechenden Niere durch einen ziemlich engen Canal verbunden. Letzterer ist allerdings nur auf 1 oder 2 Querschnitten, und auch das nicht an

jedem Präparate zu finden, da sein Lumen wahrscheinlich wegen der Schrumpfung leicht collabirt. An guten Präparaten überzeugt man sich aber vom gesagten Zusammenhang von Niere und Pericard leicht. Die beiden Pericardialsäcke sind jetzt bedeutend größer geworden, und von einander zuerst durch den Darm mit seinem Überzug von Mesoderm getrennt (Fig. 49), ferner aber auch durch einen Mesodermstrang, der hinter dem Darm vom Dotter und den Überresten des hinteren Blutsinus zur oberen Herzwand verläuft und den Rest des Stranges bildet, der im 2. Stadium den hinteren Blutsinus der Länge nach halbirte. Letzterer ist durch die starke Entwicklung des Pericards nach oben zurückgedrängt und wird immer kleiner. Noch etwas mehr nach hinten aber schwindet der Strang, und beide Pericardhöhlen fließen zu einer weiten Höhle zusammen, die das Herz und die Kiemenherzen umfasst (Fig 51, 52, 94 und mehrere Abbildungen von Bobretzky) und hier bis zu den Seitenwänden jeder Niere reicht. Die Nierenhöhle bleibt aber vom Pericard vollständig getrennt, und das Epithel des Pericards bildet nur den äußeren Überzug der Niere, genau wie es das Herz und die Kiemenherzen von außen bekleidet. Sagittal- und Querschnitt zeigen deutlich, dass, wo die Nieren hinten mit dem Pericard in Berührung kommen, beiderlei Wandungen gar keine Risse oder Öffnungen haben. Eine Verbindung zwischen Niere und Pericard existirt also nur ganz vorn.

Fig. 42 zeigt, wie die Pericardhöhlen hinten als schmale Spalten zwischen dem Herzen, Hohlvenenknie und Kiemenherzen entstehen, in Fig. 48 sind die Spalten weiter geworden, und zwischen Herz und Körperwand liegt in einem großen Raum ganz frei, d. h. nur mit seinen Gefäßen und nicht wie früher mit der Körperwand verbunden, das Kiemenherz. Im Stadium der Fig. 48 sind rechtes und linkes Pericard hinten noch getrennt; nun aber fließen sie, wie so eben beschrieben (s. auch Bobretzky's Fig. 82), zu einer weiten Höhle zusammen.

Die Pericarddrüse. Wenn sich das Pericard im Anfang seiner Entwicklung in den Raum zwischen Herz, Hohlvenenknie und Kiemenherz erstreckt, so liegt der Oberwand des letzteren ein Häufchen Mesodermzellen (Fig. 42, 44, 48) so dicht an, dass es die Wand etwas einstülpt und selber nur zur Hälfte in das Pericard vorragt. Später überzieht das Peritonealepithel auch dieses Häufchen, das die Anlage der Pericardialdrüse oder des Kiemenherzanhanges ist. Die Drüse tritt also zugleich mit dem Pericard oder vielleicht sogar etwas früher auf, indem sie sich aus den Zellen bildet, die

das Pericard zu seiner eigenen Bildung aus einander drängt. Die Anlage dieser Drüse existirt schon sogar, wenn die Pericardwände sich noch nicht vollständig gebildet haben.

Das Blut. Die Wand des fertigen Kiemenherzens besteht aus einer äußeren Schicht flacher Epithelzellen des Pericards und aus einer inneren Schicht flacher Zellen von endothelialem Charakter.

Im Laufe der 3. Periode verändert sich die Wand in eigenthümlicher Weise: die inneren flachen Zellen wachsen zu großen runden Zellen heran, die in die Höhle des Kiemenherzens vorspringen (Taf. 9 Fig. 75, 76) und die ursprünglichen Zellen an Zahl bedeutend übertreffen, so dass ihre Bildung bestimmt von einer Zellvermehrung begleitet sein muss. Mitosen habe ich allerdings weder in den flachen noch in den großen Zellen gefunden, möchte dies aber einer ungenügend raschen Fixirung zuschreiben. Oft liegen diese Zellen gruppenweise der Wand an, so dass es den Eindruck macht, dass jede Gruppe aus einer oder wenigen Zellen der Herzwand entstanden ist.

Das Plasma dieser Zellen ist stark vacuolisirt Fig. 76); manchmal sind nur 1 oder 2 Vacuolen vorhanden, in anderen Fällen ist die Zelle so voll kleiner Vacuolen, dass das Plasma schaumig aussieht. Da der Inhalt des Kiemenherzens auf den Präparaten ein feinkörniger, von Carmin leicht rosa gefärbter Niederschlag ist, so heben sich die Vacuolen der großen Zellen dagegen scharf durch ihre Farblosigkeit und Durchsichtigkeit ab und erscheinen wie leer. An Präparaten von *Sepia* im entsprechenden Stadium, die mit Hämalaun und Orange G gefärbt waren, sind in den Vacuolen Einschlüsse von unregelmäßiger Form vorhanden, die das Orange ziemlich stark aufgenommen haben.

Im Beginne ihrer Entwicklung liegen diese Zellen der Kiemenherzwand noch dicht an, später dagegen in Gruppen und ziemlich frei, endlich lösen sich einzelne von der Wand ab und liegen dann frei im Lumen. Einige verlieren dabei ihre Vacuolen und verkleinern sich, wobei die Kerne etwas unregelmäßig werden.

Bobretzky bildet zwar diese großen Zellen ab, widmet ihnen aber im Texte nur wenige Worte; die innere Schicht des Kiemenherzens besteht aus »großen, glänzenden, rundlichen Zellen, die scharf von einander getrennt sind und desshalb besonders stark an der Innenfläche des Kiemenherzens hervortreten« (pag. 33); sehr wahrscheinlich »dient ein bedeutender Theil dieser Zellen zur Bildung der Blutkörperchen« (pag. 34).

Wie wir später sehen werden, dienen sie zur Bildung der verdickten Kiemenherzwand. Ihr voluminöses vacuolenreiches Plasma und die Einschlüsse in den Vacuolen zwingen uns zu dem Schlusse, dass sie, so lange sie der Wand anliegen, irgend eine Function haben; bekanntlich dient bei den erwachsenen Cephalopoden die Kiemenherzwand der Excretion (hierüber s. unten). Haben sie sich aber von der Wand abgelöst und sind in das Lumen gefallen, so schrumpfen sie, wie gesagt, zusammen, wobei die Kerne ihre reguläre Form ziemlich verlieren. Das Alles aber sind eher Zeichen der Degeneration, und so liegt die Vermuthung nahe, dass die abgelösten Zellen ganz zu Grunde gehen.

Diese großen Zellen, die den Kiemenherzen ein so charakteristisches Aussehen verleihen, kommen übrigens ähnlich auch in den weiten Blutsinusen vor, die die optischen Ganglien umgeben. So lange die Augen an den Enden der Augenstiele sitzen, die auch die optischen Ganglien enthalten, sind diese Sinuse sehr geräumig, und zwar besonders weit im hinteren Theile der Augenstiele.

Den Bau dieser Sinuse und ihrer Zellen habe ich hauptsächlich an Embryonen von *Sepia* studirt. Bei *Loligo* verhalten sie sich zwar beinahe eben so, aber meine Präparate von *Sepia* sind viel instructiver, und daher gebe ich die Beschreibung ausschließlich nach diesen.

Der Augensinus, dessen Inhalt auf den Präparaten ein feinkörniger, sich mit Orange G ziemlich stark färbender Niederschlag ist, birgt zweierlei Zellen. Zunächst (Fig. 54) viele kleine Zellen, denen ähnlich, die in geringerer Anzahl auch im hinteren Blutsinus vorkommen (s. oben pag. 115). Sie haben einen kleinen, gewöhnlich länglichen Kern und eine unbedeutende, oft ganz unmerkliche Plasmaschicht, die gewöhnlich in zwei lange und dünne Auswüchse ausgezogen ist; diese gehen manchmal von der Zelle unter einem gewissen Winkel ab, öfter aber sind sie einander entgegengesetzt, so dass die Zelle spindelförmig wird. Durch die Auswüchse sind die Zellen mit einander verbunden, und zwar gewöhnlich zu Reihen, die den Sinus quer durchziehen oder seiner Wand parallel liegen, und so bilden die Zellen eine Art feiner Membran. Die Randzellen sitzen mit ihrem freien Auswuchse an der Sinuswand fest, und so bleibt die ganze Zellbrücke trotz der Blutbewegung unbeweglich. Auch sind wohl einzelne Zellen mit ihren beiden Auswüchsen an der Sinuswand befestigt, wobei ihr feiner Auswuchs da, wo er die Wand berührt, sich etwas erweitert (Fig. 54, 55).

Auf Querschnitten ist ein feiner Faden aus solchen mit einander

verbundenen Zellen leicht zu sehen: er zieht dem Blutsinus entlang und bekleidet das optische Ganglion eine Strecke weit. Da er sich nun auf vielen Querschnitten hinter einander zeigt, so handelt es sich in der That um eine feine Membran, die vom unteren Sinusende nach oben ein Stück weit dem optischen Ganglion entlang zieht. In meiner Arbeit über den weißen Körper ist diese Membran bei *Loligo* in Fig. 21 u. 22 abgebildet. Eine gleichartige Membran kommt auch, wie wir gesehen haben, im hinteren Blutsinus vor.

An einigen Stellen bilden diese Zellen im Sinus eine Art Netz, aber auch dann sind die der Wand benachbarten Zellen an dieser durch ihre Auswüchse befestigt (Fig. 55).

Die so eigenthümliche Lage dieser typischen Mesenchymelemente, die wir jedenfalls für embryonale Blutzellen halten dürfen, kann uns ihre merkwürdige Localisation im Embryo erklären. Es existiren nämlich, wie schon bemerkt, gleiche Zellen nur im Hintersinus, und zwar recht auffälliger Weise auch nur in seinem oberen Abschnitte (Fig. 39 u. 41). Der Rest des Blutgefäßsystems — Kiemenherz, Herz, Hohlvene mit ihren Ästen — dagegen ist, wie Bobretzky schon mittheilt, bis zu Ende der Embryogenese ungemein arm an Zellen. Ihre Beschränkung auf die beiden scharf bestimmten Orte aber erklärt sich leicht dadurch, dass sie durch ihre Ausläufer mit einander zu Netzen oder Membranen verbunden sind, die ihrerseits sich an das umgebende Gewebe anheften.

Außer diesen kleinen Zellen giebt es in den Augensinusen sehr große Zellen (Fig. 55—57), die den großen Zellen in den Kiemenherzen ähnlich, aber noch etwas größer sind. Sie sind rundlich oder oval, mit großem rundlichem Kern und im Plasma mit 1 oder 2 großen Vacuolen oder sehr vielen kleinen Vacuolen, die ihm einen schaumigen Charakter verleihen. In den größeren Vacuolen finden sich manchmal feste Einschlüsse. Die Zellen liegen oft vereinzelt, oft aber auch in Gruppen zu 5, 10 und noch mehr beisammen, entweder frei in der Sinushöhle oder noch öfter an der Wand. In den Gruppen sind sie so dicht zusammengedrängt, dass sie vieleckig werden und so an die Zellen des Pflanzenparenchyms erinnern; manchmal sind zwei Zellen so stark an einander gepresst, dass sie sich in einer geraden Ebene berühren, so dass man an Theilung denken könnte.

Der Augensinus enthält also zweierlei Zellen: kleine mit feinen Auswüchsen und große, plasmareiche. Den genetischen Zusammenhang beider Formen habe ich absolut nicht ermitteln können. Oft

zwar liegen eine oder mehrere große Zellen in den Netzmaschen der kleineren, oder kleine liegen einer Gruppe großer von außen an, auch drängen sich kleine zwischen die großen. Aber der Mangel der Übergangsformen zwischen beiden verbietet die Annahme, dass die kleinen von den großen abstammen, ganz. Ihre Selbständigkeit wird noch dadurch bewiesen, dass in den Kiemenherzen nur die großen Zellen vorkommen, im hinteren Sinus eben so ausschießlich die typischen kleinen.

Die großen Zellen in den Kiemenherzen entstehen (s. oben pag. 131) durch die Metamorphose des Endothels, das die Wand auskleidet. Auch die Quelle für die großen Zellen des Augensinus war leicht zu finden. Nämlich sehr früh schon, noch vor der Bildung der großen Zellen in den Kiemenherzen (vgl. Fig. 48 u. 53, die von demselben Präparate stammen), liegt da, wo die Augenstiele in den Rumpf übergehen, zwischen dem Visceralganglion und der Körperwand, ein Haufen Mesodermzellen ganz besonderer Art Fig. 53 *mes*. Die meisten gewöhnlichen Mesodermzellen, aus denen z. B. alle Muskeln hervorgehen, sind ziemlich klein, meist spindelförmig und plasmaarm, die obengenannten Zellen dagegen sind größer, mit ziemlich großem, rundem und hellem Kern, und reichlicherem, unregelmäßig rundlichem Plasma. Sie liegen dicht neben einander, und ihre ganze Masse scheint sich in den engen Raum zwischen dem Visceralganglion und der Körperwand einzuschieben, wobei sie zugleich von unten her vom Augensinus bespült wird. Auf Fig. 53 sind diese Zellen in Folge eines Risses aus einander geschoben, so dass ihre Form sich besser unterscheiden lässt; die großen Zellen fehlen dann in den Kiemenherzen und im Augensinus noch. Später, wenn an der Innenwand des Kiemenherzens die charakteristischen Zellen schon erschienen sind, beginnt in dem erwähnten Haufen Mesodermzellen eine Metamorphose, und zwar zunächst an der Oberfläche: die Randzellen wachsen, werden vacuolär, nehmen allmählich den Charakter der großen Zellen an, lösen sich ab und gehen in den Augensinus über. Diese Metamorphose pflanzt sich langsam ins Innere fort, bis schließlich alle Zellen wachsen und vacuolär werden. So verwandelt sich die ganze Gruppe von Mesodermzellen in einen lockeren Haufen großer stark vacuolisirter Zellen, und zuletzt zerstreuen sich alle Zellen einzeln oder in Gruppen über den Augensinus. Sowohl im Haufen selbst als auch in freien großen Zellen habe ich manchmal Mitosen gesehen, wenn auch schlecht conservirte.

Die kleinen Zellen mit den Auswüchsen bilden sich wahrscheinlich noch während der Bildung der Augensinuse. Die Blutgefäße entstehen, wie wir gesehen haben, durch Anhäufung von Flüssigkeit im Mesoderm: um sich Platz zu schaffen, schiebt jene die Mesodermzellen aus einander, und diese bilden dabei die Wand der Gefäße. Einige Zellen bleiben aber im Lumen, ändern, da sie überall von Flüssigkeit umgeben sind, ihr Aussehen und strecken die langen plasmatischen Auswüchse aus. So sind unzweifelhaft die kleinen Zellen im oberen Theile des Rückensinus entstanden, und so wird es sich wohl auch mit den ihnen gleichen Zellen des Augensinus verhalten. Nun wird uns auch ihre Neigung zur gegenseitigen Verbindung durch lange Ausläufer und besonders ihr Anheften an die Wände leicht verständlich. Die Zellmembran um das optische Ganglion ist vielleicht ebenfalls nur der stark modificirte Rest jener ursprünglichen Mesodermzellen, die an der Stelle des Augensinus lagerten.

Ich bemerke noch, dass diese Mesenchymzellen in den Gefäßen denen in der primären Leibeshöhle der Trochophoralarven mehrerer Würmer den Abbildungen der Autoren nach ähnlich sind, denn dort haben die Zellen in der Flüssigkeit zwischen Darm und Körperwand ebenfalls lange Auswüchse und sind durch einen derselben am Ectoderm und durch den anderen an die Darmwand angeheftet.

Später verkleinert sich der Augensinus, und die Zellen mit Auswüchsen, sowie die von ihnen gebildeten Membranen, drängen sich an die umgebenden Organe an und dienen zum Aufbau der Wand des Sinus.

Ein anderer Haufen Mesodermzellen, ganz ähnlich dem, aus dem die großen Zellen des Augensinus hervorgehen, liegt in demselben Sinus, aber da, wo der Augapfel sich dicht an das optische Ganglion anschließt. Der Sinus umgiebt auch hier das optische Ganglion, indem er sich zwischen dieses und das Auge hineinschiebt. Gerade in dem von diesen beiden Organen gebildeten Winkel nun liegen die Mesodermzellen in einem dichten Haufen, der als solcher und auch in der Beschaffenheit seiner Zellen dem Haufen im Bereiche des Visceralganglions entspricht (Taf. 10 Fig. 87, 93). Obgleich diese Zellen den Raum zwischen Auge und Ganglion ganz ausfüllen, sind sie doch von der Flüssigkeit des Blutsinus umgeben: der körnige Inhalt des Blutsinus ist manchmal zwischen den Zellen sichtbar, auch liegen mitunter die kleinen Zellen des Blutsinus dazwischen. Die

äußeren Zellen des Haufens sind etwas länglich und bilden eine Art Hülle, die ihm ein noch compacteres Aussehen verleiht.

Endlich giebt es eine etwas kleinere und nicht so compacte Zellengruppe im unteren Winkel Fig. 87$_1$. Aber alle diese um das Auge herum liegenden Zellen liefern keine großen Zellen; wenigstens habe ich sie nie in derselben Metamorphose betroffen wie die Zellen um das Visceralganglion, nämlich im Wachsthum und in der Vacuolarisirung. Auch besteht gar kein Zusammenhang zwischen ihnen und den kleinen Sinuszellen. Vielmehr liegen sie auch in ganz reifen Embryonen noch an derselben Stelle und beinahe in derselben Lage wie früher (vgl. Fig. 93 und 87$_1$). Meine Ansicht über die Bedeutung dieser Zellengruppe werde ich später bei Besprechung der letzten Entwicklungsperiode mittheilen.

Was die großen Zellen des Blutsinus und der Kiemenherzen betrifft, so muss ich Bobretzky's Meinung, dass sie Blutzellen liefern, vollkommen in Abrede stellen. Da sie in den Kiemenherzen, wie wir noch sehen werden, schließlich deren verdickte Wand bilden, die nach Kowalevsky bei den erwachsenen Cephalopoden excretorisch thätig ist, so nehmen wahrscheinlich auch die den Kiemenherzzellen vollkommen ähnlichen Augensinuszellen an der Excretion im Embryo Theil.

Den großen Zellen ähnliche Gebilde sind auch aus der Entwicklung anderer Mollusken bekannt. Fol beschreibt bei *Lymnaeus* im Nackentheile des Embryos als »cellules nucales« ein Paar Haufen sehr großer Zellen und lässt sie aus dem Ectoderm entstehen. »Les cellules qui les composent [ces amas] sont d'abord petites et arrondies, plus tard de plus en plus grosses et polygonales par compression mutuelle.« Wenn sie nicht mehr wachsen, so enthält ihr Plasma »de granulations réfringentes«. Die beiden Haufen sind von einander unabhängig, liegen hinter dem Mund und werden durch den »sinus du voile« von einander getrennt. Über ihr weiteres Schicksal giebt Fol nichts Bestimmtes an; sie bilden nach ihm jedenfalls nicht die Anlage irgend eines Organs, sondern vermischen sich mit dem übrigen Mesoderm.

Ähnliche Zellen sind von verschiedenen Autoren bei Süßwasser- und Land-Gastropoden gefunden worden. Eine genauere Beschreibung hat von ihnen Erlanger bei *Paludina vivipara* geliefert. Hier bilden die »Nuchalzellen« einen unpaaren Haufen über dem Ösophagus und sind ectodermalen Ursprungs, da sie aus den Velumzellen entstehen. »Sie sind bedeutend größer, als die übrigen Zellen des Embryo, besitzen eine rundliche bis unregelmäßig poly-

gonale Gestalt, einen oder mehrere Kerne mit sehr deutlichem Nucleolus und Chromatingerüst und zeigen in der Nähe des Kerns eine gewöhnlich halbmondförmige Anhäufung von stark färbbarem Protoplasma. Der Abbildung nach könnte man glauben, es seien vacuolisirte Zellen. Später zerstreuen sie sich im ganzen Körper, vermischen sich mit den Zellen des Bindegewebes und verwandeln sich endlich in die bekannten eigenthümlichen Plasmazellen.

Die Ähnlichkeit der von mir bei Cephalopoden beschriebenen Zellen mit den Nuchalzellen von *Lymnaeus* und *Paludina* kann keinem Zweifel unterliegen. Ihre Lage unweit von Ösophagus und Ganglien, ihre paare Lage bei *Lymnaeus*, ihre Größe und Vacuolarisirung bei *Paludina*, dies Alles macht die Haufen neben den Visceralganglien und die aus ihnen entstehenden großen Augensinuszellen vollkommen den Nuchalzellen der Lungenschnecken ähnlich. Allerdings lassen beide Autoren ihre Zellen vom Ectoderm abstammen, ich hingegen bin nicht dazu im Stande, die Abstammung der von mir beschriebenen Haufen neben den Visceralganglien aufzuklären: in den von mir gesehenen Stadien hangen sie mit dem Ectoderm gar nicht zusammen, und die Kiemenherzzellen sind bestimmt mesodermal, da sie sich aus den Zellen der Kiemenherzwand bilden.

Auch den kleinen Zellen mit Auswüchsen in den Augensinusen entsprechen Elemente bei den Lungenschnecken. So beschreibt Fol in derselben Arbeit (Fig. 2 im Texte) die Mesodermzellen im Nuchal- oder Velarsinus (sinus nucal, sinus du voile) von *Limax maximus*: es sind kleine Zellen mit je zwei Auswüchsen, durch die sie an den entgegengesetzten Wänden des Sinus so befestigt sind, dass sie diese mit einander verbinden.

Zum zweiten Mal kann ich also auf eine bis ins Kleinste reichende Ähnlichkeit in Bau und Entwicklung der Organe von Cephalopoden und Gastropoden hinweisen: oben pag. 105 (auch Faussek 1) war von der Entwicklung der Cerebralganglien die Rede, die am meisten an die bei den Pulmonaten erinnerte; jetzt handelt es sich um Ähnlichkeiten im feineren Bau des embryonalen Blutgefäßsystems von *Sepia* und *Loligo* einerseits, und von *Limax*, *Lymnaeus*, *Paludina* etc. andererseits.

Den großen Zellen des Blutgefäßsystems der Cephalopodenembryonen ähneln die eigenthümlichen Zellen, die bei den Poly- und Oligochäten den sogenannten Herzkörper bilden. Alle Enchyträiden z. B. haben im Rückengefäße außer den Endothelzellen der Wandungen körnige, große Zellen mit bräunlichen Concrementen; sie liegen in Gruppen und sind an den Gefäßwänden befestigt. Vgl. Nussbaum & Rakowski. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der

Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers bei den Enchyträiden. in: Biol. Centralbl. 17. Bd. 1897, wo man auch die Litteratur über diese Frage findet.

Der hintere Blutsinus und sein Schicksal. Wie schon oben pag. 115 erwähnt, nimmt dieser Sinus ursprünglich einen beträchtlichen Platz hinten im Embryo ein, wird aber mit der Entwicklung der Pericardialhöhle immer kleiner und wird zugleich durch jene nach oben verdrängt. Hier hat man also ein gutes Beispiel dafür, dass die physiologischen Processe im Embryo eine mechanische, morphogenetische Bedeutung bei der Entwicklung seiner Organe haben können. Denn das Wachsthum der Pericardialhöhle hängt unzweifelhaft von der Ansammlung von Flüssigkeit in ihr ab — einer Flüssigkeit, die frei von Eiweißstoffen und wohl ein Excret ist. Die Anhäufung von Flüssigkeit in der einen Höhle drängt Flüssigkeit aus der anderen heraus, und so wird der hintere Blutsinus kleiner und gelangt nach oben[1].

Taf. 9 Fig. 51 zeigt nun den hinteren Sinus nur noch als kleinen Blutraum zwischen Pericardialhöhle, Schalendrüse und Hinterende des Dotterorgans. Er liegt aber wie früher der Wand des Dotterorgans unmittelbar an und mündet durch ein ziemlich weites Rohr, das hinter dem Magen und über dem Herzen hinzieht, in die Hohlvene gerade da, wo sie sich gabelt (Fig. 51, 52). Mithin verändert sich der Sinus allmählich gar merkwürdig. Anfangs ist er mit dem übrigen Venensystem durch die aus ihm entspringenden Hohlvenenäste weit verbunden. Während er dann in den Raum zwischen Schalendrüse und Dotter gelangt, schwinden seine Seitentheile, die Verbindung mit den Ästen der Hohlvene wird aufgehoben, eben so wie die mit den Mantelvenen, die aus den Seitentheilen hervorgingen. Durch das Pericard verdrängt (s. Fig. 5 *A*—*C*), verliert er den Zusammenhang mit der Hohlvene, verbindet sich aber später wieder secundär mit ihr (Fig. 51, 52, 94).

[1] Bobretzky l. c. pag. 34) schreibt die Verkleinerung der Blutgefäße nicht allein dem Wachsthum der Pericardialhöhle (»Bauchhöhle«), sondern auch der Ansammlung des Nahrungsdotters im Embryo zu. Letztere Ursache kann aber wenigstens in diesem Stadium keinen Einfluss auf die Verkleinerung des hinteren Blutsinus ausüben. Die Menge des Nahrungsdotters im Embryo vergrößert sich in Folge des allgemeinen Wachsthums des Embryos, das ihm immer mehr Nährstoff aus dem äußeren Theile des Dotterorgans in den inneren zu überführen erlaubt. Gerade hinten im Embryo aber wird der Dotter von mehreren sich hier entwickelnden Organen verdrängt, und seine Masse verkleinert sich (s. meine schematischen Figuren im Verhältnis zu diesen Organen.

Ursprünglich sind Gefäß und Sinus leicht von einander zu unterscheiden: dieser ist eine Erweiterung des Gefäßes. Wie früher enthält er Mesodermzellen (embryonale Blutzellen) mit Auswüchsen, die im Gefäße fehlen. Später aber gleicht sich dieser Unterschied allmählich aus: der Sinus schwindet ganz oder beinahe, und es entsteht ein Gefäß (Taf. 9 Fig. 65 , das das Dotterorgan hinten unten umgiebt, zwischen ihm und der Genitalanlage verläuft und in die Hohlvene am Orte ihrer Gabelung mündet. Dieses Gefäß ist die hintere unpaare Vene (V. abdominalis), die im erwachsenen Thiere das Blut aus der Geschlechtsdrüse erhält.

Entwicklung der Genitalanlage. Nach Bobretzky differenzirt sich die Genitalanlage bei *Loligo* aus dem Mesoderm beinahe gleichzeitig mit dem arteriellen Herzen, dessen Wand sie unmittelbar anliegt; später trennt sie sich aber vom Herzen, legt sich dem inneren Dotter von unten an (über dem Magen und allen Organen in der Bauchhöhle) und ragt etwas in die Bauchhöhle hinein.

Diese Anlage (s. Bobretzky's Abbildungen 56—58, 83, und meine Fig. 51, 52, 94) ist ein ungefähr ovaler Zellhaufen, der dem hinteren Blutsinus (oder der aus ihm entstandenen V. abdominalis) anliegt und auf der anderen Seite vom flachen Epithel des Pericards, in das er etwas hineinragt, bedeckt wird. Die Anlage ist unpaar, liegt in der Medianebene und besteht aus dicht gedrängten Zellen, deren Grenzen desshalb undeutlich sind; die Zellen haben ziemlich große runde Kerne. Diesen ihren Charakter bewahrt die Anlage während der ganzen Entwicklung im Ei unverändert, was übrigens ebenfalls Bobretzky bereits angiebt.

Es erhebt sich aber nun die Frage, ob diese Anlage von den großen hellen Zellen ableitbar ist, die in den frühesten Stadien zwischen den beiden Kiemenanlagen im Mesoderm liegen und von mir als erste Genitalzellen beschrieben worden sind (Taf. 8 Fig. 45, 46). Ganz lückenlos kann ich freilich diesen Zusammenhang nicht darthun, indessen hat mich der Vergleich einer ganzen Reihe Präparate von *Loligo* und noch mehr von *Sepia* die Entwicklung der Genitalanlage sicher genug kennen gelehrt, so dass ich mit einer gewissen Überzeugung jene Zellen für die ersten Genitalzellen erklären darf.

Die großen hellen Zellen liegen bekanntlich Anfangs ganz hinten in der Mediane, zwischen den Kiemenanlagen. Später sammeln sich hier viele Mesodermzellen an, hier liegen auch der hintere Blutsinus und die Anlagen der Blutgefäße (s. Fig. 39 und 3 *A*). In der Mediane bildet das Mesoderm von der unteren Körperwand zum

Dotter einen Strang, und in diesem müssen sich die beschriebenen hellen Zellen aufhalten, haben sich aber in Folge ihrer Vermehrung so sehr verändert, dass sie dort schwer zu finden sind. Auf einigen Präparaten von *Loligo* sehe ich nun zwar in diesem Strange da, wo er den Dotter trifft, etwas größere Zellen, kann sie aber nicht mit Sicherheit als Genitalzellen ansprechen. Dafür geben mir jedoch einige Präparate von *Sepia* den Schlüssel zur Aufklärung des Schicksals der von mir gesuchten Zellen. Bei *S.* breitet sich nämlich der innere Dotter nicht so weit nach hinten aus wie bei *L.*; desshalb liegt bei *S.* der Strang nicht dem Dotter, sondern dem hinteren Sinus an. Später wächst in den Strang zwischen den beiden Hohlvenenästen die hintere Aorta hinein (bereits von Bobretzky richtig beschrieben); ferner reißen die Pericarde der beiden Seiten, indem sie sich hinten mit einander verbinden, den Strang entzwei: sein unteres Stück bleibt als Mesodermüberzug an der Wand der hinteren Aorta, sein oberes an der Wand des hinteren Sinus fest, und man sieht sogleich, dass es die Genitalanlage ist (Fig. 47, 94). Diese ist also nun ein compacter Zellhaufen von ähnlichem Aussehen, wie die von Bobretzky und mir beschriebene Genitalanlage in den mittleren Stadien von *Loligo*; er liegt schon dem hinteren Sinus an, wie er später der daraus hervorgehenden V. abdominalis anliegen wird. Auf einigen Präparaten von *S.* ragt der Sinus sogar schon als enge Rinne in die Genitalanlage hinein, die daher halbmondförmig wird, und so bildet sich einigermaßen ein Gefäß, das vom Sinus durch die Genitalanlage hindurch zum Sinus um den Magen verläuft. Dieses Gefäß ist aber nicht immer gleich deutlich, und wenn es fehlt oder nur schwach ist, so hat die Genitalanlage nicht die Gestalt eines Halbmondes.

Welchem Umstande übrigens diese Unbeständigkeit zuzuschreiben ist, ist mir unbekannt geblieben. Der hintere Sinus ist überhaupt bei verschiedenen Embryonen von ungefähr gleichem Alter nicht immer gleich gut entwickelt.

Die Lage und der Bau dieser Zellgruppe sind so charakteristisch, dass sich diese jetzt und in den folgenden Stadien ohne Mühe finden lässt, wobei man sich auch davon überzeugt, dass sie gerade der Genitalanlage entspricht, wie wir diese in den mittleren Stadien kennen lernen.

So habe ich denn bei *Sepia* die Entwicklung der Genitalanlage genau verfolgt, von späteren Stadien ab bis zur Zeit, wo sie sich von dem die beiden Kniee der Hohlvene trennenden und von der

Ventralseite bis zum Dotter bei *Sepia* bis zum hinteren Sinus) reichenden Mesodermstrang abgelöst hat. Die früher beschriebenen hellen Zellen dagegen, die während der 1. Periode zwischen Mesoderm und Dotter in der Medianebene liegen, mussten desswegen gerade oben in den Strang zu liegen kommen und dem Dotter (oder dem Blutsinus, von dem er verdrängt war) wie früher adhäriren. Das macht eben die Abstammung der Genitalanlage, wie sie in den mittleren Stadien erscheint, von jenen großen Zellen höchst wahrscheinlich; allerdings waren, um diesen Schluss ziehen zu dürfen, die Beobachtungen an zwei Cephalopoden zu combiniren: bei *Loligo* fand ich die erste Differenzirung der Genitalzellen, bei *Sepia* verfolgte ich die Entwicklung der Anlage von späteren Stadien zu den früheren zurück bis dahin, wo die Genitalzellen liegen müssen.

In einer kleinen Mittheilung beschreibt Schimkewitsch (Note sur le développement des Céphalopodes. in: Z. Anzeiger 9. Bd. 1886) eine paare Genitalanlage, die sich aus dem Cölomepithel bildet, mit folgenden Worten:

»Les bouts postérieurs des prolongements coelomiques s'enfoncent dans l'accumulation mésodermique, qui occupe la partie postérieure de l'embryon et autour d'eux se forment dans le mésoderme deux petites cavités. Les cellules de la paroi du sac coelomique[1], entourées par ces cavités, prennent la forme arrondie et présentent deux rudiments des glandes génitales.« In Wirklichkeit aber ist die Genitalanlage bei den Cephalopoden unpaar, wie schon Bobretzky richtig angiebt, und entwickelt sich keinenfalls aus dem Peritonealepithel.

In der Abbildung bei Schimkewitsch, die einen Frontalschnitt durch einen Embryo von *Sepia* »dans les derniers stades du développement« vorstellt, sind die beiden Cölomhöhlen bis ganz hinten getrennt; sie vereinigen sich aber im Gegentheil bei *S.* und *Loligo* dort bereits in mittleren Stadien zu einer Höhle.

Das Dotterorgan. Der Nahrungsdotter von *Sepia* und *Loligo* hat eine zellige Hülle und bildet ein Organ zur Ernährung des Embryos. Bekanntlich zerfällt es in den inneren und den äußeren Dottersack. Im Laufe der Embryogenese wird der Dotter nicht nur assimilirt, sondern auch stetig aus dem äußeren Dottersack in den inneren geschafft, der im Embryo ohne irgend welchen Zusammenhang mit seinen Geweben und Organen liegt. Diese Umlagerung verläuft aber viel schneller als die Assimilation des Dotters, wesswegen in gleichem Schritt mit dem Wachsen des Embryos der äußere Dottersack sich verkleinert, der innere dagegen sich vergrößert und dabei die Organe allmählich an die Körperwände verdrängt. Beim Ausschlüpfen hat der Embryo seinen Darm schon ganz entwickelt,

[1] Im Texte steht wohl durch ein Versehen »vitellin« statt »coelomique«.

aber der Dotter liegt immer noch außerhalb des Darmes zwischen den Organen.

Der äußere Theil des Dotterorgans — der Dottersack — hat zwei Hüllen: außer der schon oben beschriebenen Dotterhülle, die aus dem Entoderm entsteht, wird er bald nach der Bildung der Keimscheibe von einer Ectodermschicht, die so das ganze Ei bedeckt, umwachsen. Diese 2. Hülle erinnert im Bau an die Embryonalhüllen, zum Beispiel an die seröse Hülle der Insecten und besonders des Scorpions, wo sie vor Kurzem Johnson beschrieben hat. Bald nach ihrer Bildung ist sie ein einschichtiges flaches Epithel mit großen Zellen und großen Kernen; letztere sind viel größer als die der eigentlichen Embryonalzellen, natürlich ganz flach und auf Querschnitten stark in die Länge gezogen (Taf. 9 Fig. 58, 59). Während die Kerne der Embryonalzellen im Mittel nur 0,007—0,014 mm lang sind, messen die der Ectodermhülle 0,017—0,028 mm. Im Kerne liegt ein großer Nucleolus, der oft stäbchenförmig oder unregelmäßig ausgebogen ist; einige Kerne haben 2 oder 3 Nucleoli, die sich mit Hämalaun ganz intensiv, beinahe schwarz färben. Das übrige Chromatin ist ziemlich gering und im Kernsaft zerstreut als Körnchen. Desshalb sieht der Kern im Allgemeinen ziemlich hell aus, mit nur 1 oder 2 schwarzen Pünktchen — den Nucleolen. Sein Contour ist öfters unregelmäßig mit Ausbuchtungen und Vorsprüngen.

Ähnliche Kerne beschreiben einige Autoren für die seröse Hülle der Insecten, und ganz ähnlich sind die der serösen Hülle des Scorpions. Nach Johnson theilen sie sich direct (amitotisch); ich habe mich zwar nicht direct davon überzeugt, dass es sich mit denen der Ectodermhülle des Dottersackes eben so verhält, zweifle aber gar nicht daran. Um nämlich ihre Structur und Theilung gut beobachten zu können, müsste man Flächenpräparate machen, was ich nicht gethan habe: ich schenkte überhaupt dem Dottersacke nur wenig Aufmerksamkeit, und die flüchtigen Beobachtungen, die ich hier mittheile, sind, so zu sagen, unterwegs gemacht an den wenigen Präparaten, wo ich den Embryo zusammen mit dem äußeren Dotter geschnitten habe. Nach den Schnitten aber war es schwer zu beurteilen, ob directe Theilung existirt, da die Kerne zu groß sind, um oft beide in einen Schnitt zu kommen. Der gesammte Habitus und die Form der Kerne aber, besonders das Vorkommen von Kernen, die von einer Seite in einen scharfen Auswuchs verlängert sind (wie die Kerne des Scorpions nach der Theilung, vgl. die Abbildungen von Johnson), erlauben gar keinen Zweifel daran, dass auch in der

Ectodermhülle des Dottersackes von *Loligo* die Kerne sich amitotisch theilen.

Zugleich kann ich ganz bestimmt behaupten, dass sie sich nicht mitotisch theilen; denn auf den Präparaten, wo der Embryo selbst fast wie besät mit Mitosen war, habe ich in den Kernen des Dottersackes nie solche Theilungsfiguren gesehen.

Später finden in den Zellen dieser Hülle folgende Veränderungen statt. Der Dottersack verkleinert sich, wie oben gesagt, allmählich, und sein Inhalt wandert immer mehr in das innere Dotterorgan. Die Zellen der Ectodermhülle werden dabei aus flachen zu cubischen und cylindrischen (Fig. 60*a*). Diese Veränderung beginnt an dem Ende des Dottersackes, das der Stelle, wo er sich mit dem Embryo vereinigt, gegenüber liegt, und geht von da auf die Oberseite des Sackes (die der Oberseite des Embryos entspricht) über, während die Zellen der Unterseite verhältnismäßig flach bleiben. Hierbei werden die Zellgrenzen besonders deutlich (auch in der serösen Hülle des Scorpions treten sie am Ende der Entwicklung stark hervor). Die Kerne bewahren ihren Charakter, werden aber kugelig: ihre frühere Form war augenscheinlich von der starken Abflachung der Zellen bedingt.

Nach Johnson sind die beiden Embryonalhüllen des Scorpions (Serosa und Amnion) mit einander durch feine Fäden verbunden. Bei *Loligo* liegt Anfangs die äußere Dotterhülle der inneren dicht an, wenn sich aber zwischen ihnen Flüssigkeit ansammelt, und die Hüllen sich immer mehr von einander trennen, so tritt bei einigen Zellen der Ectodermhülle an der zum Dotter gewandten Seite ein spitzer Auswuchs hervor, der in einen kurzen feinen Faden übergeht; durch diesen ist die Zelle mit der Dotterhülle verbunden (Fig. 58).

Von der Bildung der inneren Hülle des Dotterorgans war schon oben pag. 189 ff. die Rede. Die Entodermzellen, aus denen sie entsteht, fließen zu einem echten Plasmodium oder Syncytium zusammen, und dieses bedeckt den ganzen Dotter als dünne Schicht. Zellgrenzen zeigt es nie mehr.

Zwischen dem Baue und Leben der Dotterhülle und dem Leben einiger Protozoen lässt sich ein Vergleich ziehen. Nach den bekannten Beobachtungen von Zenkofski (Cienkowsky) über *Bodo angustatus* Duj. (*Monas amyli* Cienk.) — einen kleinen Flagellaten, der von Stärke lebt — lassen sich ein oder mehrere solche Protozoen auf einem Stärkekorn nieder. Sie nehmen dabei die Gestalt von Amöben an und umhüllen das Korn von allen Seiten — da es viel größer als sie, so erscheint es wie von einem feinen Plasmaüberzuge überdeckt. In unserem Falle entspricht die Stärke dem Dotter von *Loligo*, das sie um-

hüllende Plasma Plasmodium, wenn deren mehrere sind) der Dotterhülle. Wie jenes Plasma die Stärke assimilirt, so assimilirt resp. verdaut die Dotterhülle den Dotter. Im Plasmodium der Dotterhülle vermehren sich die Kerne unaufhörlich; dasselbe wird wohl ohne Zweifel auch im Plasmodium von *Bodo* der Fall sein, da es sich encystirt und in mehrere kleine neue Individuen zerfällt. In letzterem Umstande liegt aber auch der Unterschied zwischen dem Plasmodium von *Bodo* und der Dotterhülle von *Loligo*, denn diese dient ausschließlich dem Organismus und geht selbst später zu Grunde (Bütschli, Protozoa Bd. 2 pag. 694, 779).

Herbst verweist in seinem interessanten Versuche, die Reizerscheinungen der Zelle zur Erklärung verschiedener Processe in der Ontogenie der Thiere anzuwenden, unter Anderem auch darauf, dass die Bildung der Dotterzellen bei Insecten und anderen Arthropoden durch die Annahme erklärt werden könnte, sie seien dem Dotter gegenüber positiv chemotaktisch. Dieselbe Voraussetzung könnte man auch für die Dotterhüllen von *Loligo* machen. Es kann auch zugelassen werden, wie es Herbst für einige Fälle zulässt, dass die Zellen der Dotterhülle »tigmotropisch« sind — eine Erscheinung, die darin ihren Ausdruck findet, dass unter ihrem Einflusse die einzelligen Organismen sich nur in Berührung mit dem festen Boden bewegen und diesen nicht mehr verlassen können. Verworn führt ein interessantes Beispiel davon an, wie das Infusor *Oxytricha*, wenn es zufällig an ein *Anodonta*-Ei stößt, dessen Oberfläche nicht mehr verlassen kann und stundenlang daran umherläuft. Die Entodermzellen der inneren Hülle des Dotterorgans sind zuerst ziemlich groß, verfließen aber dann und werden zum dünnen Plasmaüberzuge, der beständig dem Dotter dicht anliegt. In diesem Falle, wie auch bei *Bodo*, kann die Theilnahme von chemotaktischen (das Zerfließen des Plasmas kann durch das Bestreben, die Nahrung mit möglichst großer Oberfläche zu berühren, erklärt werden) und tigmotropischen Erscheinungen zugelassen werden. Selbstverständlich aber sind das zur Zeit Alles nur Voraussetzungen. Vgl. Herbst, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. in: Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894 pag. 757. Verworn, Allgemeine Physiologie Jena 1895 pag. 429 ff.

Die Kerne der inneren Hülle sind denen der äußeren ähnlich, aber in der Regel viel kleiner. Sie sind auch scheibenförmig und auf den Schnitten länglich; ferner sind sie eben so arm an Chromatin, und ihr ganzer Farbstoff scheint in einem großen Nucleolus concentrirt zu sein (Fig. 11, 15, 16, 22, 32, 60). Gleich den äußeren vermehren sie sich ausschließlich durch directe Theilung. Nach Vialleton theilen sich allerdings die Kerne der jungen Dotterhülle mitotisch, das habe ich aber nie gesehen, Amitosen hingegen mehrmals, wenn auch selten im Vergleiche zur schnellen Kernvermehrung, durch die ihre eben so schnelle Degeneration ausgeglichen wird. Man sieht in Zerschnürung begriffene, ferner so eben zerschnürte und einander noch anliegende Kerne, endlich auch Kerne, die in eine Reihe kleinerer Kerne zerfallen. Sobald sich nur die innere Dotterhülle bildet, beginnt in ihr eine unaufhörliche Degeneration

der Kerne, und zwar in mehreren Formen. Meist wird der Kern unter Zunahme in der Breite aus einer Scheibe zu einem kissenähnlichen Körper mit ziemlich scharfen Rändern; dabei verschwindet sein Chromatin oder wird ganz farblos: der Nucleolus bleibt zwar sichtbar, färbt sich aber nicht wie gewöhnlich intensiv mit Hämalaun, sondern liegt als blasses, schwer unterscheidbares Körperchen da. Augenscheinlich ist das ein Zeichen tiefer chemischer Umwandlung. In einigen Kernen sind auch die Nucleolen verschwunden, und die Kerne dann ganz farblose, scheinbar hohle, aber deutlich contourirte Gebilde; nur ihre Hülle bleibt unverändert (Fig. 59). Bald verschwindet ein solcher Kern gänzlich.

Eine andere Art der Kernmetamorphose ist der ersten einigermaßen entgegengesetzt. Wenn die Farbe aus dem Präparat gut ausgezogen ist (mit angesäuertem Alcohol nach Boraxcarmin, oder mit 1%iger Alaunlösung nach Carmalaun oder Hämalaun), so sind nur die Chromatinelemente gefärbt, allenfalls auch, aber sehr schwach, das Plasma; der Dotter dagegen entfärbt sich ganz. In der Dotterhülle aber oder unmittelbar darunter sieht man intensiv mit Carmin und besonders mit Hämalaun gefärbte Flecke (Fig. 58), die entweder unmittelbar am Dotter als dunkles, feines Streifchen liegen oder kleine dreieckige Vertiefungen im Dotter ausfüllen. Sie sind die Reste der früher hier anwesenden Kerne. In der That kann man sich leicht an Übergangsstadien davon überzeugen, dass sich einige Kerne in die kleinen Dottergrübchen versenken und dabei die Form dieser Grübchen annehmen, indem sie mit scharfen Vorsprüngen in die Ecken zwischen den Dotterplättchen hineinragen. Bald darauf sind in einem solchen Kerne weder Nucleolen noch Chromatinkörnchen zu unterscheiden; — er hört aber nicht auf wie die oben beschriebenen sich umwandelnden Kerne, sich zu färben, sondern wird von Hämalaun sehr intensiv, jedoch diffus gefärbt und erscheint so als ein schwarzer Fleck (Fig. 61). Eine Zeit lang sind die Contouren des Kerns im Grübchen noch sichtbar, endlich aber verschwinden auch diese, und das ganze Grübchen ist stark und diffus gefärbt (Fig. 58). Es scheint, dass wir hier eine echte Karyolyse vor uns haben: zuerst lösen sich Nucleolus und Chromatin, ohne aber die Fähigkeit zur Aufnahme von Farbstoff zu verlieren, dann auch die Hülle auf, und der flüssige sich stark färbende Inhalt ergießt sich auf die Oberfläche des Dotters oder in das Grübchen hinein. Von solchen stark gefärbten Flecken und Grübchen findet man gewöhnlich mehrere an der Dotteroberfläche, und es kann leicht verfolgt

werden, wie sie allmählich verblassen und vergehen — augenscheinlich auf Grund der Assimilation oder der chemischen Umbildung der Zersetzungsproducte des Kernes.

Interessant ist es, dass wir in Johnson's Arbeit auch hier Vergleichsmaterial finden. Beim Scorpion degeneriren sämmtliche Embryonalhüllen am Ende der Entwicklung, in ganz besonderer Weise aber die Kerne in den Zellen der Ovarialhülle (»ovarian capsule«). Beinahe jede Zelle dieser Hülle hat zwei Kerne: der eine davon färbt sich intensiv und gleichmäßig, lässt aber doch einen Nucleolus unterscheiden. Die Gleichmäßigkeit der Färbung schreibt Johnson dem Auflösen des Chromatins im Karyoplasma zu. Der andere Kern ist größer und nimmt wegen seiner großen Armuth an Chromatin nur eine ganz leichte Färbung an; er schwindet sehr bald vollständig, während der andere, dunkle weiter bestehen bleibt. Solche helle Kerne sind der Beschreibung und Zeichnung Johnson's nach (Fig. 25) den hellen chromatinlosen, degenerirten Kernen der Dotterhülle von *Loligo* ganz ähnlich; die dunklen Kerne dagegen gehen augenscheinlich in ihrer Metamorphose nicht so weit wie die dunklen, zerfließenden von *Loligo*.

Den Dottergrübchen mit intensiv gefärbtem Inhalt verhalten sich ganz gleich die Zellen des mittleren Abschnitts der Malpighischen Gefäße von *Aphrophora*, wie sie Carnoy abbildet und beschreibt. Hier sind die degenerirten Kerne auch intensiv, aber gleichmäßig gefärbt: »ces noyaux ont une mince membrane, qui se moule exactement sur les aspérités de la surface et à laquelle viennent se rattacher les trabécules du cytoplasme«. Die Betrachtung der Figur bei Carnoy (Taf. 1 Fig. 7) bringt mich aber zur Vermuthung, dass auch diese Kerne einer Membran entbehrten, und dass es eigentlich nur der flüssige in das Plasma hinein ergossene Inhalt des Kernes war.

In den ersten Stadien liegen die beiden Hüllen des Dottersackes einander dicht an; später löst sich die äußere Hülle ab, und zwischen beiden Hüllen entsteht ein Blutsinus, der den ganzen Dotter (richtiger: seine ganze innere Hülle) umgiebt. Korschelt (l. c. pag. 359) behauptet unrichtig, dass die Blutgefäße im Dottersacke fehlen, und dass bei der Assimilation des umgearbeiteten Dotters die Epithelzellen der Darmanlage, die bekanntlich lange nach dem Dotter offen und von ihm nur durch die Dotterhülle getrennt ist, die Hauptrolle spielen. Eigentliche Gefäße fehlen im Dottersack allerdings, dagegen hat schon Bobretzky die Blutsinuse richtig beschrieben: »Aus dem eigentlichen Embryonaltheile des Eies erstrecken sich die Bluträume

in die äußere Dotterblase, deren Innenwand (Dotterhülle) sich von der Außenwand (dem oberen Keimblatte) ablöst, so dass zwischen den beiden Wandungen ein bedeutender Zwischenraum entsteht. Die Zellen des mittleren Keimblattes, die am Anfang der 2. Embryonalperiode nur in dem Keimtheile des Eies liegen, erstrecken sich später auch auf die äußere Dotterblase und erscheinen dort als zerstreute feine Fäserchen, die die äußere Blasenwandung mit der inneren verbinden. Die Contractionen dieser Fasern erklären auch jene wellenartigen Bewegungen der Wandungen der äußeren Blase, die sich regelmäßig an ihrer ganzen Oberfläche fortpflanzen und eine unaufhörliche Circulation der Flüssigkeit hervorrufen, die dem Aussehen und dem Verhalten zu verschiedenen Reagentien nach mit dem Inhalte der Bluträume und der Centralorgane des Blutgefäßsystems vollkommen identisch ist« (l. c. pag. 31).

Dieser Beschreibung habe ich nichts hinzuzufügen. Im Dottersacksinus giebt es sowohl Mesenchymzellen mit langen Ausläufern, die denen im Augen- und im Hintersinus ähnlich sind und manchmal mit ihren Ausläufern die äußere Hülle mit der inneren verbinden, als auch frei schwimmende, Blutkörperchen ähnliche kleine Zellen mit Kern und Plasma. An einigen Präparaten glaubte ich zu sehen, dass die Mesenchymzellen in einer ununterbrochenen Schicht der inneren Dotterhülle anliegen und so gewissermaßen eine dem Blutsinus eigene Wandung bilden — es gelang mir aber nicht, mich davon zu überzeugen.

Unzweifelhaft wird das Nährmaterial aus dem Dotter vom Blute aufgenommen. Die Epithelzellen des Darmes bleiben bis zum Ende der Entwicklung embryonal, und gar nichts weist darauf hin, dass sie eine mehr oder minder energische Thätigkeit entfalten. Das Blut aber umspült den Dotter in sehr großer Fläche. Abgesehen davon, dass der Dotter im Dottersacke vom Blute umgeben wird, so sind auch die ganze Hohlvene und der früher geräumige Hintersinus vom Dotter nur durch seine Hülle getrennt, folglich sind die Bedingungen zur Dotteraufnahme für das Blut die allergünstigsten.

Der innere Abschnitt des Dotterorgans wächst, wie gesagt, allmählich und dringt tief in den Hintertheil des Embryos und die Ausstülpungen der Augenstiele ein, bis er aus den letzteren durch die stärkere Entwicklung der optischen Ganglien wieder verdrängt wird. Aus dem Hintertheile des Embryos wird er zwar partiell von der Pericardialhöhle verdrängt, erstreckt sich aber dennoch bis zum Ende des Embryos.

Der Darmcanal der Cephalopoden entsteht bekanntlich durch Vereinigung zweier Anlagen: des Vorderdarmes, der durch eine Ectodermeinstülpung gebildet wird und die Mundorgane, Speicheldrüsen und den Ösophagus liefert, und des Mesenterons, aus dem der Magen mit seinem Blindsacke, die Leber und der Hinterdarm hervorgehen. Diese beiden Abschnitte legen sich an beinahe entgegengesetzten Punkten des Embryos an und wachsen am inneren Dotter entlang einander entgegen. Sie verbinden sich, wenn der mesenterische Theil hinten um den Dotter herum auf dessen Oberseite hinüberwächst, da sich alsdann bis hierher der Vorderdarm erstreckt. Der so zu einem Ganzen verbundene Darmcanal verlegt nun gewissermaßen dem inneren Dotter den Weg; dieser aber dringt immer tiefer in den Embryo jenseits des Ösophagus ein. So wird der Ösophagus wie in den Dotter hineingedrückt und liegt am Boden einer tiefen und engen Furche, die den inneren Dotter in zwei Lappen trennt. Diese liegen einander dicht an und sind nur durch die dünne Schicht der Dotterhülle getrennt, welche die durch das Umwachsen des Darmcanals entstandene und nun verschlossene Furche auskleidet (vgl. Beschreibung und Abbildung bei Bobretzky, pag. 25).

Der innere Abschnitt des Dotterorgans ist selbstverständlich nur in die innere Dotterhülle eingeschlossen, deren Kerne denselben Charakter wie im Dottersacke behalten. Die Processe aber, die sich im hintersten Abschnitte des inneren Dotters abspielen, sind bemerkenswerth.

Wenn der hintere Dotterabschnitt den Darmcanal umwächst und sich dabei in zwei Lappen spaltet, so beginnt in ihm auch eine besonders energische Thätigkeit der Hülle: ihre Kerne nehmen an Zahl und Dimensionen zu, das Plasma verdickt sich und sendet lange, pseudopodienartige Ausläufer in den Dotter hinein. Diese wachsen von beiden Seiten des Dotters (von oben und unten) auf einander zu, können sich auch verbinden und durchsetzen dann den Dotter als lange feine Plasmafäden (Taf. 9 Fig. 62). Allmählich wird der Dotter immer mehr vom Plasma der Dotterhülle zurückgedrängt und dabei wahrscheinlich umgearbeitet; die Kerne wandern von der Oberfläche mehr in die Tiefe.

Es resultirt daraus eine eigenthümliche, für die 3. Periode von *Loligo* charakteristische Structur des hinteren Abschnittes des inneren Dotters: dieser ist nicht mehr voll Dotter, sondern voll einer anderen Masse. Während nämlich der Dotter aus verschieden großen, unregelmäßigen Körperchen und Plättchen besteht, ist jene Masse

feinkörnig, wie sich gewöhnlich auf den Schnitten der Niederschlag aus Eiweißflüssigkeiten darstellt. Die Grenze zwischen beiden Stoffen ist nicht scharf: es existirt eine vermittelnde Zone, wo die Dotterplättchen schwinden und sich in die feinkörnige Masse verwandeln. Der Inhalt dieser Zone ist parallel zur Dotteroberfläche ziemlich in Schichten abgelagert — im körnigen Inhalte des Hinterendes dagegen schwindet diese Schichtung vollständig. Die beiden Stoffe verhalten sich auch gegen Farbstoffe verschieden: bei Färbung mit Hämalaun und Orange G wird der Dotter intensiv gelb; in der vermittelnden Zone wird diese Färbung blasser, hinten in der körnigen Masse erscheint anstatt der gelben Farbe ein Anflug von Hämalaun-Färbung (Fig. 62—66).

In dieser Masse sammeln sich viele Kerne an, die höchst merkwürdig aussehen: sie sind den Kernen der mit Dotter vollgestopften Entodermzellen von *Phalangium* äußerst ähnlich, und ich war sehr überrascht, als ich in einem Präparate von *Loligo* dies mir so gut bekannte Bild vor Augen hatte.

Die körnige Masse, worin diese Kerne liegen, ist, wie wir sahen, das Resultat der gesteigerten Thätigkeit der Dotterhülle. Es ist aber wohl schwer zu entscheiden, ob sie eine einfache locale Verdickung jener Plasmaschicht, die den Dotter wie ein Plasmodium umhüllt, vorstellt, oder ob im Gegentheil hier auch das Plasma der Dotterhülle wie ihre Kerne der Degeneration verfallen ist, und die körnige Masse das Product des Zellplasmas und des von letzterem umgewandelten Dotters darstellt. Im letzteren Falle würde wohl diese Masse intra vitam flüssig sein, und in ihr würden die ganz freien metamorphosirten Kerne der ehemaligen Dotterhülle des hinteren Abschnittes flottiren. Diese Ansicht ist mir wahrscheinlicher.

Die Kerne, die als große Blasen im körnigen Inhalte des hinteren Abschnittes liegen (Figg. 62—66), sind nicht kleiner, als die großen Kerne der Ectodermhülle der Dotterblase. Sie sind rundlich oder oval, mit scharfer Hülle, und so arm an Chromatin, dass sie farblos und beinahe leer erscheinen. In der körnigen Masse treten sie als helle Blasen hervor. Ihre färbbaren Elemente bestehen aus einem Nucleolus ungefähr im Centrum, und aus wenigen Körnchen. Aber auch der Nucleolus wird als homogenes, structurloses Körperchen nur recht schwach von Hämalaun oder Carmin gefärbt. In einigen Fällen besteht um ihn ein helles Feld. Manchmal hat ein Kern 2 Nucleolen, was unzweifelhaft als Vorbereitung zur directen

Theilung dient. Die Chromatinkörnchen liegen hauptsächlich peripher; einige blasse Fäden ziehen vom Nucleolus zur Peripherie.

Eine solche Kernstructur wird, wie wir noch näher erörtern werden, für ein Zeichen der Degeneration gehalten. In der That sind diese Kerne auf dem Wege zur Degeneration, vermehren sich aber noch durch directe (amitotische) Theilung. Schon ihre bedeutende Anzahl — oft wird der hintere Dotterabschnitt fast ganz von ihnen ausgefüllt — deutet auf ihre schnelle Vermehrung hin. Manchmal liegen 2 oder 3 Kerne so nahe an einander, dass sie augenscheinlich das Resultat der Theilung bilden (Fig. 68). Die Kerne mit 2 Nucleolen sind auch im Stadium der Amitose, und das Abschnüren einer Kernhälfte von der anderen kann beobachtet werden Fig. 65). Manchmal trifft man auch 2 Kerne an, die sich schon getheilt und von einander entfernt haben, aber noch mit einander verbunden sind durch einen langen und feinen Faden, richtiger durch ein Röhrchen, da man deutlich sehen kann, dass sich jeder Kern in einen hohlen Auswuchs fortsetzt, der sich mit einem eben solchen des anderen verbindet (Fig. 67). Manchmal sieht man, wie ein kleiner, unregelmäßiger Kern sich von einem größeren abtrennt, dem er noch dicht mit seiner flachen Seite anliegt. Mitunter schnüren sich die Tochterkerne, noch mit einander verbunden, ihrerseits ein, und so entstehen rosenkranzförmige Kerne. Kurz, alle Erscheinungen der Amitose gelangen zur Beobachtung.

Die Kerndegeneration im hinteren Dotterabschnitte bildet nur eine weitere, so zu sagen höhere Stufe der Degeneration, die sich in den Kernen der ganzen Dotterhülle abspielt. Die Kerne der letzteren zeigen auch selbst Merkmale der Degeneration — ziemlich bedeutende Größe, unregelmäßige Form, amitotische Theilung, Armuth an Chromatin: beinahe alle färbbaren Stoffe sind auf 1 oder 2 Nucleolen reducirt. Die Veränderungen der Kerne im hinteren körnigen Theil des inneren Dotters bestehen hauptsächlich aus dem noch bedeutenderen Wachsthum, das unzweifelhaft durch die Ansammlung von Flüssigkeit im Kerne bedingt wird. Man könnte diese Erscheinung als blasige Degeneration des Kernes bezeichnen.

Zu Grunde gehen die Kerne im hinteren Abschnitte des Dotters sehr einfach. Der Kern hat, wie oben gesagt, eine scharf contourirte Membran, die wahrscheinlich, weil der Kern voll Flüssigkeit, stark gespannt ist. Sie platzt, und der Inhalt des Kernes mischt sich mit der körnigen Masse. Die Membran schwindet dabei vollständig, und als Spur des Kernes bleibt nur noch einige Zeit lang ein

blasser durchsichtiger Fleck inmitten der körnigen Masse. In einem solchen Fleck liegt gewöhnlich noch der Nucleolus, dessen Färbung aber blasser geworden ist (mit Hämalaun und Orange G ist er nur schwach grünlich, Fig. 63, 64).

Kerne, die in Bau und Form den von mir oben beschriebenen ganz ähnlich sind, finden sich auch in anderen dotterreichen Eiern. Ich habe schon von der auffälligen Ähnlichkeit der Kerne bei *Tegenaria* und *Phalangium* gesprochen (s. oben pag. 149). Auch die Periblastkerne der Teleostier und die Merocytenkerne der Selachier gehören hierher. Schon in meiner Arbeit über die Entwicklung von *Phalangium* habe ich auf die merkwürdige Ähnlichkeit der sich fragmentirenden Entodermkerne von *P.* mit den Periblastkernen nach Ziegler (2) aufmerksam gemacht; dies gilt auch von den Kernen von *Loligo*. Später veröffentlichte Ziegler (3) eine kleine Arbeit über die Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiereier; außer den Fischen bespricht er die Vögel und Amphibien.

Alle diese Kerne zeichnen sich durch eine außergewöhnliche Größe, eine unregelmäßige, nicht selten missgestaltete Form, oft auch durch eine bedeutende Armuth an Chromatin und durch directe Theilung (Knospung und Fragmentation) aus. Das sind Alles degenerirte Kerne, die nach Ziegler (1, 2, 3) später ganz zu Grunde gehen und keine histologischen Elemente für den Embryo liefern. Diese Behauptung Ziegler's ist auch für die großen Kerne im inneren Dotter von *Loligo* und für die Kerne der Dotterhülle überhaupt richtig: das sind auch degenerirte Kerne; Theilung, Zerfall und vollständiger Schwund sind aufs Beste zu beobachten. Die Hülle des Dotterorgans ist ein embryonales, provisorisches Organ und nimmt an der Bildung des Embryos nur in so fern Antheil, als durch ihre Vermittlung seine Ernährung geschieht.

Vom Zerfall der Kerne, der sich bei *Loligo* so klar und interessant abspielt, scheint in den großen Dotterkernen der Fische nichts beobachtet worden zu sein.

Es erscheinen aber, wie wir unten sehen werden, am Ende der Embryogenese in der Dotterhülle von Neuem normale Zellkerne, die gar keine Zeichen der Degeneration an sich haben; und in der That sistirt zu dieser Zeit die Degeneration vollständig oder wenigstens einige Zeit lang.

Hier will ich noch einiger gelegentlicher Beobachtungen erwähnen, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist. Oben (pag. 139) sagte ich schon, dass die Genitalanlage dem hinteren Sinus dicht anliegt; der Sinus bildet selber eine

gefäßartige, in die Genitalanlage hineinragende Rinne, so dass jene halbmondförmig wird. In diesem Gefäße liegen Körperchen, die dem schon verarbeiteten Dotter ähnlich sind und sich mit Orange G stärker als der Inhalt der Blutgefäße färben. Manchmal haben sie Kerne, die denen der Dotterhülle und der körnigen Masse im hinteren Abschnitte ähneln. Ich kann nicht entscheiden, ob es besondere Zellen oder Dottertheilchen sind, die aus dem inneren Dotter in den hinteren Sinus gerathen sind. Das Eindringen des Dotters in das Blutgefäß durch die Dotterhülle ist aber unter normalen Bedingungen recht unwahrscheinlich. Ähnliche Körperchen habe ich auch an späteren Stadien beobachtet, theils zwischen der Genitalanlage und der aus dem Hintersinus entstandenen Vena abdominalis, theils an der anderen Seite dieser Vene unter den Mesodermzellen, die zwischen dem Magen und dem hinteren Dotterabschnitt liegen. Vielleicht ähneln sie den Megasphären der Selachierembryonen, d. h. den Zellen, die von der Segmentation her viel Dotter in sich bewahrt haben und sich dadurch später von allen Embryonalzellen, zwischen denen sie liegen, auszeichnen (s. H. & F. Ziegler, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. in: Arch. Mikr. Anat. 39. Bd. 1892).

Was die Degeneration der Kerne hinten im inneren Dotter betrifft, so hat Bobretzky auf die starke Kernvermehrung im oberen (nach meiner Bezeichnung hinteren) Theile der Dotterblase und auf die Verdrängung des Dotters durch die Plasmamasse hingewiesen (l. c. pag. 42, 24). Schimkewitsch (Note sur le développement des Céphalopodes. in: Z. Anzeiger 9. Bd. 1886) schreibt fälschlich den Dottermembranzellen einen Antheil an der Bildung der Blutkörperchen zu und lässt in den beiden hinteren Lappen des Dottersackes Zellen, die von den Dottermembranzellen abstammen, in den Dotter eindringen. Augenscheinlich hat er aber die großen Kerne im hinteren Abschnitt für Zellen gehalten; und was er dort als freie Kerne abbildet und beschreibt, sind wahrscheinlich die Nucleolen der zu Grunde gegangenen Kerne.

Darmcanal. Oben habe ich pag. 94 ff. bereits das Auftreten der Mitteldarmanlage ausführlich geschildert. Die weitere Entwicklung des Darmcanals aber während der 2. und 3. Periode, nämlich die Verbindung von Ösophagus und Mesenteron, die Entwicklung der Kiefer, des Radulasackes, der Speicheldrüsen, des Magens und seines Blindsackes, der Leber und des Tintenbeutels, hat Bobretzky so richtig und umständlich beschrieben, dass ich nichts Neues dazu beitragen konnte und desshalb hier nicht länger dabei verweile. Über die Entwicklung der Speicheldrüsen finden wir noch einige Angaben bei Joubin (2).

Nervensystem. Im Laufe dieser Periode verlagern sich die Visceralganglien von der Hinterseite der Otocysten auf deren Oberseite. Der sich in zwei Zweige theilende und den N. visceralis und infundibuli posterior liefernde Auswuchs des Visceralganglion existirt auch jetzt, und es erscheinen in ihm Nervenfasern, was seine Bedeutung als echter Nerv unzweifelhaft macht. Es gelang mir aber nur, die Entwicklung seines Hinterastes, d. h. des N. visceralis,

genau zu verfolgen; das Schicksal des Vorderastes, den ich für die Anlage des N. infund. post. halte, ist mir nicht ganz klar geworden.

Wenn am Ende der 3. Periode der innere Dotter beträchtlich zunimmt, legt er sich dicht von hinten an die Otocysten an und presst sämmtliche benachbarten Organe dicht daran; so werden auch die Nerven vom Visceralganglion, die sich bis dahin in den Präparaten sehr leicht finden ließen, schwer unterscheidbar. Das ist eine von den Ursachen, derentwegen ich die Entwicklung des N. post. infund. nicht bis zu Ende habe verfolgen können.

Das Verbindungsstück, das neben den Otocysten vom Visceralganglion zu dem an dieser Stelle verdickten Ectoderm hinzog (oben pag. 125 habe ich es mit einem ähnlichen Gebilde von *Peripatus* verglichen), besteht während der 3. Periode noch, differenzirt sich aber etwas mehr von der Anlage des Ganglions, indem zwischen beiden eine ziemlich scharfe Grenzlinie auftritt; auch wird es wie zuvor energisch von Carmin und Hämateïnthonerde gefärbt. Die Nervenfasern, die sich zu dieser Zeit schon in allen Nerven gebildet haben, fehlen aber in diesem Verbindungsstücke; es ist ohne Zweifel ein degenerirender Theil der Visceralganglien.

Über die Entwicklung der brachialen Ganglien kann ich den Beschreibungen von Bobretzky und Pelseneer (Sur la valeur morphol. des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. in: Arch. Biol. Tome 8, 1888) nichts hinzufügen.

Die westeuropäischen Gelehrten scheinen manchmal ihre Unkenntnis der russischen Sprache zu missbrauchen; die citirte Arbeit von Pelseneer liefert einen Beleg dafür. Bobretzky hat vollkommen richtig und ausführlich die Entwicklung des Brachialganglions beschrieben; er lässt es aus dem unteren (vorderen) Theile des Pedalganglions, das noch vor seiner Differenzirung Ausläufer in die Arme sendet, entstehen. »Der vordere Abschnitt des subpharyngealen Nervensystems (ganglion en patte d'oie von Cuvier) erscheint als ein ununterbrochener Fortsatz des mittleren (d. h. des Pedalabschnittes) und ist von letzterem nur durch einen seichten Einschnitt an der Bauchseite abgetrennt« (pag. 47). Pelseneer nun findet ganz dasselbe, fügt nichts Neues hinzu, berichtet aber darüber wie über eine neue Entdeckung und sagt nur am Ende bescheiden: »les faits exposés ci-dessus, quant à l'origine des ganglions brachiaux, sont confirmés par certaines figures du mémoire russe de Bobretzky sur le développement des Céphalopodes, dans lesquelles les centres nerveux sont visibles: pl. 6 figg. 57, 58«. Dieses »sont confirmés« scheint hier nicht recht am Platze zu sein — in der That hätte sich Pelseneer wohl mit dem Hinweise auf Bobretzky begnügen dürfen, ohne seine eigenen Beobachtungen anzuführen, oder wenigstens letztere nur als eine Bestätigung der Angaben von B. hinstellen sollen. Ein solches Verfahren fremden Arbeiten gegenüber verdient um so weniger Nachsicht, als Pelseneer in diesem Falle die gewöhnliche Entschuldigung — nämlich die Unkenntnis des Russischen — nicht anführen

kann. Seine Arbeit ist ja in der Zoologischen Station zu Neapel — wie er selbst mit Nachdruck angiebt — gemacht worden. Ganz abgesehen davon, dass man in Neapel stets Leute findet, die des Russischen mächtig sind (1887/88, als Pelseneer dort arbeitete, war der russische Zoologe Ed. Meyer dort) und es gewiss Niemandem abschlagen würden, interessirende Angaben aus einer russischen Arbeit zu übersetzen (wie ich selbst das öfters gethan habe), so ist dem in der Bibliothek der Station befindlichen Exemplar der Arbeit Bobretzky's eine deutsche Übersetzung der Tafelerklärung beigegeben. In der Erklärung der Abbildung, auf die Pelseneer Bezug nimmt (Fig. 58), steht dort wörtlich: »Das Pedalganglion stellt zwei Abschnitte (*g.pd.* und *g.b.*) dar, von denen der untere (*g.b.* — ganglion en patte d'oie Cuvier) sich in die centralen Ganglienstränge der Arme (*p*) fortsetzt«. Mit einer Klarheit, die gar keinen Zweifel zulässt, ist hier das Brachialganglion (ganglion en patte d'oie) als ein Abschnitt des Pedalganglions bezeichnet, und Pelseneer hätte daher nur die Angaben von Bobretzky als durch seine Beobachtungen bestätigt erklären, nicht aber mit einer selbständigen Entdeckung des schon längst aufgeklärten Factums hervortreten dürfen.

In der Beschreibung der ersten Periode wurde schon die Anlage der Kopfganglien dargestellt (pag. 101); ihre weitere Entwicklung habe ich in der Arbeit über den weißen Körper beschrieben und so werde ich hier nicht weiter darauf eingehen. Aus der Anlage der Kopfganglien, die ein länglicher Zellstreifen ist, entwickeln sich die eigentlichen Cerebralganglien und optischen Ganglien; der Untertheil jedes Streifens, der mit dem sich verdickenden Mitteltheile (der Anlage des optischen Ganglions) einen Winkel bildet, bleibt lange Zeit in Verbindung mit Ectoderm. Später aber verbindet er sich, indem er sich vom Ectoderm abtrennt, mit einer umfangreichen Zellenmasse, die aus einer besonderen Ectodermeinstülpung hinter und unter dem Auge entstanden ist. Diese Einstülpung hat zuerst Lankester beobachtet und beschrieben, aber für die Anlage des weißen Körpers angesehen. Bobretzky hielt sie für die Anlage des Augenknorpels. In Wirklichkeit aber ist sie, die mit dem Untertheile der Anlage des Kopfganglions und des optischen Ganglions zusammenfließt, ein Theil des embryonalen Nervensystems. Der untere Abschnitt der primären Kopfganglionanlage betheiligt sich nebst dem Zellhaufen der subocularen Einstülpung an der Bildung des definitiven Nervensystems gar nicht, wohl aber an der der lymphatischen Organe (des weißen Körpers), indem sie entweder diese Organe unmittelbar bilden oder vielleicht durch andere Elemente (Mesodermzellen) verdrängt werden.

Zu derselben Periode gehört auch das Umwachsen der Augenstiele durch 2 Falten, die sich oben und unten an ihrer Basis bilden. Auch hierüber habe ich der Beschreibung von Bobretzky

nichts hinzuzufügen. Die Umwachsung der Seitentheile des Kopfes durch Hautfalten führt zur Bildung jener subcutanen Höhlen, in die beim erwachsenen Thiere die »Wasserporen« führen. Die verdickten Augenstielwandungen liefern, nachdem sie von den Falten umwachsen sind, auch Material zur Bildung des weißen Körpers. Da sich nun als Ursprungsquelle zur Bildung sämmtlicher an der Ausbildung des weißen Körpers betheiligter Anlagen — sowohl eines Abschnittes der Kopfganglien, als auch der subocularen Einstülpung und der verdickten Augenstiele — die Kopflappen mit ihren Ectodermverdickungen erweisen, so kann man sagen, dass zum Ausbau des weißen Körpers der überschüssige Rest jenes Zellmaterials, das im Laufe der Entwicklung von den Kopflappen geliefert wurde, gebraucht wird.

Entwicklung der Haut; die Epidermis. Im Laufe der 1. und theilweise auch der 2. Periode besteht das scharf vom Mesoderm abgegrenzte Ectoderm aus einer Schicht kleiner embryonaler Zellen; an einigen Stellen bildet es mehrschichtige Verdickungen, die entweder zur Bildung besonderer Organe (des Nervensystems, des Trichterorgans) dienen oder später vollständig schwinden und als Reservematerial für das Aufwachsen des Embryos erscheinen. Unter dem Ectoderm liegen noch die undifferenzirten Mesodermzellen (Taf. 9 Fig. 71).

Nun wachsen die Ectodermzellen, werden ungefähr cubisch und verwandeln sich in die Zellen der Epidermis. Die Mesodermzellen unmittelbar unter ihnen bilden eine Schicht von Bindegewebe, die tiefer liegenden (im Mantel eine mächtige Zellschicht) verwandeln sich in Muskeln. Gleichzeitig mit der Differenzirung der Epidermis beginnt die drüsige Metamorphose ihrer Zellen: einzelne der cubischen Zellen verändern sich und füllen sich mit Secret an. Auf den Präparaten erscheinen sie stets zerrissen und leer, ihres Inhaltes beraubt. Das sind die ersten Becherzellen der Haut, die aller Wahrscheinlichkeit nach Schleim absondern.

Später verlängern sich die Epithelzellen zu cylindrischem Epithel mit deutlichen Flimmerhaaren am freien Rande (Fig. 78). Die drüsigen Zellen nehmen die typische, becherförmige Gestalt an, und ihre Anzahl wächst beständig. Während gewöhnlich sowohl bei den Mollusken, als auch bei anderen Thieren die Schleimzellen nicht zu mehreren direct neben einander liegen, sondern durch einfache Zellen von einander getrennt sind, liegen sie hier in der 3. Periode auf den Querschnitten reihenweise, zu 2—3 oder mehr unmittelbar neben einander. Allmählich werden ihrer so viele, dass sie schon

nicht mehr von den gewöhnlichen Zellen umschlossen werden, sondern umgekehrt diese vereinzelt zwischen den drüsigen zu liegen scheinen. Da die Schleimzellen auf den Präparaten immer leer erscheinen, so bleiben von ihnen nur die feinsten Querwände, die Grenzen oder die Membranen erhalten, die wahrscheinlich aus einer ganz feinen Plasmaschicht bestehen. Am Boden einer jeden solchen leeren und zerrissenen Zelle liegt ebenfalls in einer sehr geringen Plasmamenge der Kern, der, gewöhnlich der Körperoberfläche parallel, stark verlängert ist (Fig. 78).

Die einfachen unveränderten Epithelzellen liegen entweder in kleinen Gruppen oder vereinzelt zwischen den Schleimzellen. Im letzteren Falle werden sie so stark von diesen comprimirt, dass sie an ihrer Basis fadenförmig ausgezogen werden: der Obertheil der Zelle wird dabei dreieckig (Fig. 80 *Ep*). Solche Zellen enthalten gewöhnlich einen ziemlich großen, rundlichen Kern, und ihr Plasma färbt sich etwas mit Hämalaun oder Carmin, so dass sie zwischen der Unmasse von Schleimzellen scharf in die Augen fallen, um so mehr, als letztere stets als leere Stellen in der Epidermis erscheinen.

Wachsthum und Differenzirung der Epidermiszellen beginnen, wie oben beschrieben, zuerst am Ende des Rumpfes, besonders am Mantel, und erstrecken sich erst später auf den Kopf und die Arme. Am Mantel bilden sich Cylinder- und Schleimzellen nur außen, während die Innenfläche, die zur Kiemenhöhle gerichtet ist, von einem flachen Epithel mit länglichen Kernen ohne Schleimzellen bedeckt ist. Sodann bleiben an der Körperoberfläche stellenweise zwischen den Epithelzellen Häufchen kleiner, unveränderter, also embryonaler Ectodermzellen bestehen (Fig. 81 *Ep*).

Wenn ich die drüsigen Epidermiszellen als »Schleimzellen« bezeichne, so gehe ich nur von ihrer Ähnlichkeit mit den Becherzellen der Epithelien aus. Eine nähere Vorstellung von ihrem Inhalte waren meine Präparate mir nicht im Stande zu geben, da diese Zellen stets zerrissen und leer erschienen, einerlei, welches Fixirmittel ich anwandte — Sublimat, Flemming's, Pérenyi's und Kleinenberg's Gemisch, Pikrin-Salpetersäure. Ich versuchte ferner auf P. Mayer's mündlichen Rath jegliche Wirkung von Wasser zu vermeiden, indem ich mit 90%igem Alcohol fixirte und später die Schnitte mit alcoholischen Lösungen von Theerfarbstoffen färbte, erhielt aber ganz dieselben Resultate: die zarten Zellen verloren immer ihren Inhalt. Nur in seltenen Fällen hatte ich augenscheinlich junge, unreife Zellen vor mir, deren Inhalt noch nicht ver-

schwunden war und als ziemlich stark lichtbrechende Masse, die keine Tinction annahm, erschien.

Indem ich etwas vorgreife, theile ich hier gleich Einiges über das weitere Schicksal des Hautepithels gegen Ende der Embryogenese mit. Wir haben schon gesehen, dass zugleich mit der Entwicklung des Embryos die Anzahl der Drüsen im Epithel sich mehrt; wollen wir einen Ausdruck aus der pathologischen Anatomie gebrauchen, so können wir sagen, das Epithel degenerirt schleimig. Dieser Process geht nun mit solcher Energie weiter, dass zuletzt das Hautepithel fast ganz der drüsigen Metamorphose unterliegt; es besteht dann nur aus Schleimzellen mit sehr wenigen einfachen unveränderten Zellen. Dies kam mir so paradox vor, dass ich es lange nicht als richtig anerkennen mochte; jedoch eine sorgfältige Durchmusterung einer ganzen Reihe von Präparaten, die nach den verschiedensten Methoden und mit der größten Sorgfalt verfertigt waren, lieferte mir den stricten Beweis, dass bei *Loligo* in der letzten Periode gar kein normales ectodermales Epithel mehr zu finden ist: das ganze Epithel (mit wenigen gleich zu besprechenden Ausnahmen) besteht aus den beschriebenen Schleimzellen. Da aber diese Zellen bei der Fixirung zerstört werden, so erscheinen die Embryonen in den letzten Stadien oder gleich nach dem Ausschlüpfen wie nackt oder geschunden (Fig. 79—82). Den ganzen Rumpf entlang sehen wir die Haut vollständig vom Epithel entblößt; die Musculatur des Mantels ist von einer dünnen Schicht Bindegewebe mit ihren großen und langen Chromatophoren, die ganz außen zu liegen scheinen, bedeckt. Die Schleimzellen des metamorphosirten Epithels sind von den Reagentien zerstört, abgefallen; manchmal bleiben auf einer größeren oder kleineren Strecke — wenn man solchen Ausdruck gebrauchen darf — ihre leeren Häutchen bestehen, d. h. die feinen Membranen, die den Inhalt der Zellen enthielten und feine Wandungen zwischen den Zellen, sowie feine Deckelchen bildeten. Nur die bei *Loligo* ganz oberflächlich in einer Reihe mit dem Epithel liegenden Zellen des Riechorgans bleiben selbstverständlich von dieser Degeneration verschont.

Dass es keine zufällige Erscheinung, nichts Krankhaftes und auch kein sogenanntes Kunstproduct ist, wird vor allen Dingen durch die Allgemeinheit dieser Erscheinung bewiesen: auf allen Präparaten, darunter auf den sonst recht gelungenen, und nach allen Methoden war das Hautepithel zerstört und verschwunden. Dieselben Reagentien, die in den früheren Stadien ein sehr schönes Bild des

Flimmerepithels mit zerstreuten, leeren Schleimzellen liefern, lassen in den späteren Stadien keine einzige Flimmerzelle mehr entdecken. Wenn aber letztere vorhanden sind, so sind sie recht deutlich; so z. B. am Kopf, wo die Zerstörung des Epithels nicht so stark stattfindet, wie am Rumpf, und wo stets normale Flimmerzellen getroffen werden, die sich mit allen Methoden recht gut conserviren. Ferner bleibt am Mantel, während dieser außen ganz vom Epithel entblößt erscheint, die Innenfläche mit ihrem platten Epithel, das nicht schleimig degenerirt, unversehrt und sieht genau so aus, wie in den früheren Stadien.

Diese ausgedehnte Degeneration scheint mir um so merkwürdiger zu sein, als am Ende der Entwicklung, bei dem vollständig reifen Embryo von *Loligo* genau wie bei anderen Mollusken, im Epithel außer den einfachen Zellen und den Schleimzellen Nervenzellen (sogen. Sinneszellen) existiren müssten, deren Degeneration wohl unzulässig ist, von denen aber auf den Präparaten keine Spur sichtbar wird. Allerdings mögen diese bei der Fixirung mechanisch zugleich mit den Schleimzellen, zwischen denen sie liegen, abgerissen werden.

Wie erwähnt, tragen normales Epithel nur die Arme, die am Ende des Embryonallebens schon bedeutend entwickelt sind, aber auch nur an ihrer Innenseite. Und zwar sind es Cylinderzellen, vermischt mit kolbigen Schleimzellen voll körnigen Inhaltes, die sich mit Carmin oder Hämalaun stark färben.

Was für eine Bedeutung diese ausgedehnte Degeneration der Epidermis haben mag, darüber wage ich nicht einmal irgend welche Vermuthung auszusprechen. Nach Schauinsland (Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. in: Jena. Zeit. 19. Bd. 1886) bildet das Ectoderm der Embryonen der Bothriocephaliden eine Art Hülle; seine Zellen degeneriren und verwandeln sich in eine Masse, die beim Ausschlüpfen des Embryos aufschwillt, so dass der Embryo in ihr wie in einer Blase liegt. Diese soll ihn im Wasser schwebend halten. Könnte nicht Ähnliches auch für *Loligo* von Bedeutung sein? Die Eierschläuche von *L.* sind anfänglich schwerer als Wasser, werden aber am Ende der Entwicklung (im Aquarium wenigstens) leichter und schwimmen oben auf.

Wenn auf diese Weise die ganze Epidermis des Embryos degenerirt, so muss sie sich augenscheinlich während der postembryonalen Periode regeneriren, und die Quelle zu dieser Regeneration muss im Embryo vorhanden sein. Die postembryonale Entwicklung habe ich nicht untersucht, und so kann ich über diese Quelle nur einige Vermuthungen äußern. Wir sahen, dass am Boden jeder Schleimzelle

ein Kern mit minimalem Plasma zurückbleibt; bei den Embryonen der letzten Stadien gehen nun auch diese Kerne vollständig verloren oder können wenigstens von denen des darunter liegenden Bindegewebes nicht unterschieden werden. An den Abschnitten aber (z. B. am Kopfe), wo noch die Überreste der Epidermis zurückbleiben, sind auch die unversehrt gebliebenen Kerne der zu Grunde gegangenen Schleimzellen noch sichtbar. Schwerlich ist aber die Annahme zulässig, dass der Überrest dieses Plasmas und die Kerne der schon metamorphosirten Zellen sich zu einer einfachen Epidermiszelle regeneriren könnten. Eher möchte ich die Quelle der Neubildung dort suchen, wo die Ectodermdecke von Anfang an keine Metamorphose erlitten, sondern einen embryonalen Charakter bewahrt hat. Wenn nämlich die Degeneration des Epithels schon weit vorgeschritten ist, giebt es im Epithel Stellen mit kleinen Ectodermzellen, die noch ihren primären Charakter bewahrt haben (Fig. 81 *Ep*). Hier kommen auch Mitosen vor, und es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass sie zur Regeneration des Epithels dienen. Solche Zellgruppen, wie die in Fig. 81, treffen wir an der Mantelfläche wohl nicht mehr, aber z. B. am freien Mantelrande: wo das flache Epithel der Innenfläche in das zu Grunde gegangene Cylinderepithel der Außenseite übergeht, liegt bis zuletzt ein Häufchen solcher kleiner Ectodermzellen (Fig. 82). Ähnliche Gruppen giebt es auch am Kopfe, und sie alle mögen als Herde zur Neubildung der Epidermis, ähnlich den Imaginalscheiben der Insecten oder den Regenerationscentren des Epithels im Darme der Insecten und anderer Thiere, erscheinen. Diese Frage kann aber nur durch Untersuchung der postembryonalen Stadien beantwortet werden.

Chromatophoren. Nach Joubin (1), der ihre Entwicklung aus dem Ectoderm bei den Embryonen von *Octopus* (und *Argonauta?*) beschrieben hat, soll sich dazu eine besondere Ectodermzelle bedeutend vergrößern und sodann in das unterliegende Mesoderm eindringen; ihr folgen die benachbarten Ectodermzellen, so dass eine röhrenförmige Einstülpung entsteht, auf deren Boden die große Ectodermzelle liegt. Diese löst sich vom Ectoderm ab und liegt nun schon im Mesoderm der Haut; aus ihr entsteht die Chromatophore, aus den Mesodermzellen hingegen der Kranz von Radialfasern.

Die gleiche Entwicklung, nur ohne Bildung der Einstülpung, schreibt Joubin auch den Chromatophoren von *Loligo* zu.

Ich selber habe bei *Loligo* gar nichts Ähnliches beobachtet: das

Ectoderm betheiligt sich hier an der Bildung der Chromatophoren gar nicht. Diese werden bereits dann sichtbar, wenn das Ectoderm noch seinen primären Charakter bewahrt hat, und seine Zellen kaum erst cubisch werden (Taf. 9 Fig. 71). Die Schleimzellen fehlen noch, und alle Ectodermzellen sind noch gleich (die Zellen des Hoyleschen Organs, von denen unten die Rede sein wird, ausgenommen). Und doch erscheinen, wenn die großen Zellen, die die Chromatophoren liefern sollen, noch nicht vorhanden sind, die Chromatophoren bereits. Sie bilden sich in jener feinen Mesodermzellenschicht, die das Ectoderm von den tiefer liegenden Muskelzellen trennt, sind folglich metamorphosirte Zellen dieser Schicht. Von Anfang an sind sie relativ enorm groß, aber flach und erscheinen daher auf den Querschnitten stark verlängert, mit langen, fein ausgezogenen Enden (Fig. 71, 72). Der Kern ist von gewöhnlicher Gestalt. Das Pigment besteht aus außerordentlich kleinen, blassgelben Körnchen und wird nur zugleich mit seiner Anhäufung immer dunkler. Bei den lebenden Embryonen sind die Chromatophoren Anfangs blassgelbe Fleckchen, auch bei größerer Pigmentanhäufung bleiben sie gedehnt blassgelb, werden aber contrahirt orangefarben; noch später werden sie bei der Contraction roth. Und nur in den spätesten Stadien der Embryogenese häuft sich das Pigment so sehr an, dass sie bei der Contraction als schwarze Punkte erscheinen, gedehnt aber stets blassgelb oder blassrosa bleiben. Es ist klar, dass alle diese Farbenveränderungen von der Menge des Pigmentes abhängen, und es ist recht bemerkenswerth, dass sich dieselbe Reihenfolge in der Färbung — von gelb und orange durch roth und braun bis zu schwarz — auch bei der Entwicklung des Pigments im Auge vorfindet (s. unten pag. 182).

Joubin unterscheidet desshalb ganz umsonst zwei Arten Chromatophoren — gelbe und rothe. Höchstens sind das verschiedene Stadien, und dabei geht das rothe bei der Dehnung in das gelbe über, verwandelt sich dagegen bei stärkerer Contraction in einen schwarzen Punkt. Die verschiedenfarbigen Chromatophoren, die Brooks von *Loligo Pealei* beschreibt, entsprechen höchst wahrscheinlich auch nur verschiedenen Stadien und Contractionszuständen.

Bekanntlich bilden sich bei *Loligo* bis zum Ende der Embryogenese nur relativ wenige Chromatophoren aus, die symmetrisch am Kopfe, den Armen und dem Rumpfe liegen. Über die Reihenfolge ihres Auftretens und ihre Vertheilung auf dem Körper haben Kölliker, Brooks und Joubin geschrieben, der Letztere mit voll-

ständigem Ignoriren der Arbeiten seiner Vorläufer. Ich selber habe diese Frage nicht näher untersucht.

Das Hoylesche Organ. Hoyle hat bei den Embryonen von *Sepia* ein Organ im Epithel der Oberseite des Körpers beschrieben. Es eht aubests einem dreifachen Streifchen metamorphosirten Ectoderms; das eine zieht vom Hinterende des Körpers nach vorn, der Medianlinie entlang, die beiden anderen an der Oberseite der Flossen. Hinten verbinden sich alle drei mit einander. Sie bestehen aus drüsigen Zellen. Dieses dreifache Streifchen ist an alten Embryonen schon mit dem bloßen Auge sichtbar, da es durch sein helleres Aussehen von der pigmentirten Haut absticht. Ich habe es bei jungen Sepien noch einige Zeit nach dem Ausschlüpfen gesehen.

Ein eben solches Streifchen hat Hoyle bei den Embryonen von *Loligo* gefunden; hier existirt aber nur das Mittelstreifchen.

Meine Beobachtungen haben Folgendes ergeben: Bei *Loligo* zeigt sich die Anlage des Hoyleschen Organs schon sehr früh (am Anfange der 2. Periode) als eine kleine Vertiefung oder ein Grübchen ganz hinten (Taf. 6 Fig. 3, Taf. 8 Fig. 39). Seine Zellen werden cylindrisch und unterscheiden sich so von den anderen Ectodermzellen. Allmählich wird dann das Organ zu einem Streifchen, das in der Mediane an der Oberseite des Körpers hinzieht (Taf. 9 Fig. 73). Hinten, wo es der sich bildenden Flosse anliegt, ist es bedeutend breiter und verengt sich vorn, wo es ungefähr in der Mitte des Körpers endet. Anfangs liegen die Zellen, wie gesagt, in einem Grübchen, später werden sie aber hoch und ragen dann über die Oberfläche hervor. Die Ectodermzellen, die sich dem Organ unmittelbar anschließen, bleiben auch dann klein, wenn das übrige Ectoderm sich in Cylinderepithel verwandelt. Die äußeren Zellen des Organs sind von diesen kleinen Ectodermzellen bedeckt, so dass das ganze Organ in das Ectoderm wie eingestülpt erscheint, und die langen cylindrischen Zellen nach außen zur ziemlich engen Einstülpöffnung hin mit ihren Enden convergiren (Fig. 74). Im Querschnitte hat das Organ die Form eines abgestumpften Kegels.

Die engen Cylinderzellen sind drüsig. Der Kern liegt an der Basis; die ganze Distalhälfte der Zelle, manchmal sogar die Zelle ihrer ganzen Länge nach, ist voll kleiner, rundlicher, stark glänzender Körnchen oder eher Tröpfchen, und ich glaube auch, dass diese im lebendigen Zustande ein flüssiges Secret im Plasma darstellen. Allerdings findet man in dem Zelltheile, wo sie liegen, kein freies Plasma, sondern die ganze Zelle bildet eine continuir-

liche, körnige Masse. Mit Hämalaun bleiben die Körnchen farblos oder blassgelb, färben sich dagegen sehr intensiv mit Eosin und Orange G, etwas schwächer mit Carmin.

Die Kerne liegen, wie gesagt, an der Zellbasis; auf den Sagittalschnitten aber sieht man sie öfters auch distal und an der Oberfläche des Organs (Fig. 73). Größtentheils gehören diese Kerne indessen nicht den Zellen des Organs selbst, sondern den kleinen Deckzellen des Ectoderms an, die, wie beschrieben, sich seitlich an dem Organ in die Höhe schieben. In einigen Fällen aber kommen auf den Frontalschnitten Kerne vor, die am Distalende der Zelle liegen und von den ectodermalen Deckzellen entfernt sind; diese können auch folglich den letzteren nicht angehören, sondern müssen wirklich zu den Zellen des Organs selber gehören.

Was für ein Schicksal erleidet nun das Hoylesche Organ bei *Loligo* am Ende der Embryogenese, wenn die allgemeine Degeneration und die schleimige Metamorphose des Ectoderms Überhand gewinnen? Es stirbt ab und wird zugleich mit dem ganzen Ectoderm zerstört. Seine Zellen werden eben so leer wie die zu Grunde gegangenen Schleimzellen: wie von den letzteren bleiben von ihnen nur die feinen Zellwände übrig; am Boden einer solchen zu Grunde gegangenen, leeren Zelle liegt der zusammengeschrumpfte Kern. Vielleicht ist dies ein einfaches Absterben der Zelle — hierauf weist ihr degenerirter, am Boden liegender Kern hin — vielleicht aber auch unterliegen die Zellen am Ende ihrer Entwicklung einer besonderen Metamorphose, die die Ursache davon ist, dass sie bei der Fixirung ihren Inhalt eben so schnell wie die Schleimzellen verlieren. Bei den jungen, soeben ausgeschlüpften *Loligo*, die nach der Fixirung ganz von Epithel entblößt erscheinen, fehlt auch das Hoylesche Organ, seine abgestorbenen Zellen fallen mit dem übrigen Ectoderm ab. Folglich ist das Organ bei *Loligo* ein echtes Embryonalorgan, dessen Thätigkeit mit der Embryogenese zugleich endet.

Bei *Sepia* bleibt, wie oben erwähnt, das Organ auch nach dem Ausschlüpfen des Embryos bestehen. Histologisch sind seine Zellen denen von *Loligo* gleich.

Über die physiologische oder morphologische Bedeutung dieses drüsigen Organs habe ich mir leider keine Vorstellung bilden können. Hoyle verweist auf eine Drüse von *Sepiella* als auf ein mögliches Homologon.

Trichterorgan. Die Schleimdrüse des Trichters bildet sich durch eine Verdickung des Ectoderms im Trichter und durch die Differenzirung ihrer Zellen zu Schleimzellen und Stützzellen. In der Arbeit JATTA's, die speciell von diesem Organ handelt, ist auch seine Entwicklung bei *Sepia* beschrieben, und ich habe dieser Beschreibung nichts hinzuzufügen, sondern möchte nur bemerken, dass mir die Bildung der einfachen epithelialen Stützzellen (cellule di sostegno) durch Zusammenwachsen mehrerer Ectodermzellen etwas zweifelhaft zu sein scheint. Dies aber nach meinen Präparaten festzustellen, ist mir nicht gelungen.

IV.

Vierte Periode.

Zur 4. Periode rechne ich die Embryonen von da an, wo ihr Körper den äußeren Dottersack an Größe zu übersteigen beginnt, bis zum Ausschlüpfen. In dieser Zeit kann man die Anlage sämmtlicher Organe, wenn auch nur in großen Zügen, schon für vollendet halten. Denn von nun ab wachsen die Organe nur noch und differenziren sich in histologischer Beziehung. Sehr charakteristisch für diese Periode ist der allmähliche Übergang des Dotters aus dem äußeren Dottersacke in das Innere des Dotterorgans: dabei wird die Pericardialhöhle, die vorher bis zu ihrer maximalen Entwicklung gelangt war und so viel Platz einnahm, bedeutend durch den Dotter zusammengedrängt, so dass sie sich bis zu annähernd den Dimensionen, die sie in ihrem definitiven Zustande hat, verringert.

Die Chromatophoren entwickeln sich bedeutend und bilden wenige, aber sehr große Flecken, die bald in bunten Farben aufleuchten und sich auf der Oberfläche weit ausbreiten, bald erlöschen und sich zu einem schwarzen Pünktchen zusammenziehen. Sie rufen an der Oberfläche des Körpers das bunteste und unaufhörliche Farbenspiel hervor und liefern uns wohl überhaupt eines der herrlichsten Schauspiele, die man mit der Lupe betrachten kann. Pigment häuft sich auch im Tintenbeutel an; die aus dem Eie herausgenommenen Embryonen schwimmen recht gewandt, führen ihr Chromatophorenspiel vor und spritzen schon durch den Trichter ihre Tinte aus, so dass im Wasser eine kleine schwarze Wolke entsteht.

Niere, Pericardialhöhle und Genitalanlage. Bis jetzt waren die beiden Nieren gesonderte, von einander ganz unabhängige Organe; selbst da, wo sie, z. B. am Hinterende des Körpers, unmittel-

bar einander anlagen, waren sie durch eine dünne Membran getrennt (vgl. Bobretzky's Fig. 65, 86). Eine solche Membran trennt auch die Vorderenden der beiden Nieren, wenn sie einander über der Hohlvene anliegen (Taf. 10 Fig. 95). Zum Ende der Embryogenese schwinden aber die Wände, und die beiden Nierenhöhlen communiciren in ihrem ganzen Verlaufe. Die Niere erhält dann denselben Charakter, den sie nach Vigelius beim erwachsenen *Loligo* hat: sie ist ein unpaarer Sack an der Unterseite des Körpers, in den Darm und Hohlvenenschenkel hineinragen.

Die äußeren Mündungen zu finden gelang mir, eben so wie Bobretzky, bis zum Ende der Entwicklung nicht. Äußere Nierenpapillen, wo die Harnleiter münden, wie sie den erwachsenen Thieren eigen sind, zeigt *Loligo* selbst beim Ausschlüpfen nicht. Dies ist aber noch kein Beweis des Mangels der äußeren Nierenöffnungen: sind diese schmale Schlitze, so können sie, besonders bei Contraction nach der Fixirung, sich so dicht verschließen, dass sie sich auf den Querschnitten der Beobachtung entziehen. Obwohl ich keine Spuren davon gesehen habe, glaube ich dennoch, dass sie existiren, dass also die Nieren beim Ausschlüpfen schon direct mit der Außenwelt communiciren. Die bedeutende Collabirung der Pericardialhöhle im Laufe dieser Periode ist ja nur bei Wegschaffung der Flüssigkeit, von der sie Anfangs erfüllt war, möglich — und am natürlichsten ist doch wohl die Voraussetzung, dass diese durch die Niere nach außen entleert wird. Nach Vigelius sind die Nierenöffnungen selbst beim erwachsenen *Loligo* manchmal einfache Spalten, wie bei *Nautilus* und den Ögopsiden — um so leichter kann ihre Existenz bei den ausschlüpfenden Embryonen zugelassen werden.

Nun tritt eine energische histologische Differenzirung der Nierenwände und die Ausbildung der physiologisch wichtigsten Nierentheile, nämlich der schwammigen Venenanhänge, ein. Schon früher zeichnete sich die den Hohlvenenschenkeln anliegende Wand durch ihr hohes Cylinderepithel aus. Nun wird dieser Unterschied noch bedeutender. Die der Körperwand anliegende Wand oder der unbedeutende Theil derselben, der unmittelbar von hinten an die Pericardialhöhle grenzt, hat nur ein sehr dünnes und flaches Epithel. Da aber, wo die Wand den Venen anliegt, besteht sie aus hohen drüsigen Zellen; das Epithel bleibt zwar immer einschichtig, bildet aber an einigen Stellen Falten, die in die Venenhöhle hineinragen.

Der obere unpaare Nierenabschnitt von *Loligo*, der nach

Vigelius vor ihrem unteren Abschnitt, über der Hohlvene und unter den Gallengängen liegt und die Hohlvene umschließt, entsteht nach meinen Präparaten aus den verwachsenen Vorderenden der beiden Nieren. Taf. 8 Fig. 50, die Abbildung eines früheren Stadiums, zeigt die Vorderenden der Nieren, die den Hohlvenenknieen anliegen, noch weit von einander entfernt und durch Darm und Mesoderm getrennt. Später wachsen diese Enden nach vorn aus und nähern sich einander in der Mediane. In Taf. 10 Fig. 95 ist schon die unpaare Hohlvene, durch Zusammenfließen ihrer beiden Schenkel entstanden, zu sehen; über ihr liegen die Vorderenden der beiden Nieren, und noch höher die verengten Hinterenden der röhrenförmigen Leberanlagen, mit dem ziemlich großen Visceralganglion dazwischen. Die Wand der Nieren besteht, wo sie der Hohlvene anliegt, aus großen Epithelzellen; eben so da, wo sie unter der Leberanlage hinzieht, obwohl sie von dem Lebersacke durch Mesoderm getrennt ist. (Dieser hintere Abschnitt eines jeden Lebersackes wird zum Gallengang.)

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass nach dem Schwunde der dünnen Wand, die die Vorderenden der beiden Nieren trennt, ihre Höhlen zusammenfließen und den unpaaren Vorderabschnitt bilden, der über der Hohlvene und unter den Gallengängen liegt.

Diese Lebergänge entstehen aus den dem Magen anliegenden Hinterenden der röhrenartigen Leberanlagen; die Leber ist schon in der letzten Periode stark entwickelt und vergrößert sich durch Falten an der Oberfläche. Die Lebergänge sind nicht schmaler, vielleicht sogar weiter als die Säcke. Sie sind mit Epithel ausgekleidet, das mehrere Falten bildet. Fast in ihrer ganzen Länge werden sie von einem venösen Sinus umspült, der mit dem entsprechenden Hohlvenenschenkel communicirt. Diesem Sinus liegt von außen die Nierenwand an, deren Zellen auch hier drüsig werden.

Die Pericardialhöhle verkleinert sich zu Ende der Embryogenese ganz bedeutend. Dies ist das Resultat des Anwachsens des Magenblindsackes, der jetzt stark in das Hinterende des Embryos vorragt, und zugleich der Vergrößerung der hinteren Dotterlappen, die vom Übergange des Dotters aus dem Dottersacke in den Embryo abhängt.

Wenn der äußere Dotter schon beinahe verschwunden und der Embryo zum Ausschlüpfen bereit ist, wird die früher so voluminöse Pericardialhöhle auf kaum bemerkbare Spalten zwischen den Organen

reducirt (Taf. 10 Fig. 91 *Per*). Die Genitalanlage, die bis zuletzt ihren embryonalen Charakter behält, liegt wie früher dem hinteren Abschnitt des inneren Dotters an (Fig. 91 *Gen*); da aber nun letzterer nach hinten bis zur Körperwand vorragt, so ist auch die Genitalanlage in dem engen Raume zwischen Dotter und Körperwand eingepresst; sie wird dabei zu einem schmalen, langen Zellstreifen.

Einige, höchstens 24 Stunden nach dem Ausschlüpfen des Embryos vermindert sich schon die Dottermenge in den hinteren Dotterlappen, und zugleich vergrößert sich wiederum die Pericardialhöhle etwas. Ohne solche Dimensionen anzunehmen wie früher, liegt sie dennoch als merkliche Höhle hinter der Niere und umschließt das Herz, die Kiemenherzen und den Magenblindsack, der im Vergleiche zu seinem Zustande vor dem Ausschlüpfen stark erweitert ist. Die Genitalanlage liegt nun als ein noch schmalerer Streifen zwischen dem hinteren Dotterabschnitt und dem Magenblindsack.

Das Paar kleiner Öffnungen, die bei den erwachsenen Thieren zur Communication zwischen Niere und Pericardialhöhle dienen, habe ich auf meinen Präparaten nicht gefunden, obwohl sie unzweifelhaft als Reste einer weiten Communication beider Höhlen im Embryo existiren müssen.

Knorpel und weifser Körper. In meiner Arbeit über den weißen Körper habe ich gezeigt, dass der Knorpel, der das Kopfskelet der Cephalopoden bildet, in der Mesodermhülle des Nervensystems entsteht, und dass er sich zuerst um die Statocyste (Otocyste) herum und an der Hinterseite des Kopf- und des Augenganglions differenzirt. Die ectodermalen Gebilde aber, die Bobretzky als Knorpelanlagen beschreibt, und die aus dem verdickten Ectoderm der primären Augenstiele und aus der subocularen Einstülpung, die mit dem an der Bildung des Nervensystems unbetheiligten Unterende der Anlage des Kopfganglions verlöthet ist, bestehen, sind in Wirklichkeit die Anlage der Lymphdrüsen der Cephalopoden, des sogenannten weißen Körpers.

Bald nach dem Erscheinen meiner Arbeit und ohne Kenntnis derselben veröffentlichte Klaatsch eine kleine Abhandlung, worin er nach einigen Präparaten von »3 Millimeter langen« Embryonen von *Loligo* die Angaben von Bobretzky bestätigt und die obigen ectodermalen Anlagen für die des Knorpels hält. Dies veranlasste mich zu erneuter Beschäftigung mit dieser Frage, und ich habe mich von der Richtigkeit meiner Erklärung überzeugt. Die Arbeit von

Klaatsch enthält keine neuen Angaben, desshalb habe ich meiner früheren Kritik Bobretzky's und meinen früheren Beobachtungen nichts hinzuzufügen. An *Loligo*-Embryonen die Frage nach dem Ursprung des Knorpels zu entscheiden, ist nicht möglich, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil der Embryo von *Loligo* das Ei verlässt, ohne irgend welche Spuren des Knorpels zu besitzen. Die Statocysten- und die Ganglienhüllen sind noch undifferenzirtes Mesoderm. In den späteren Stadien von *Sepia* hingegen ist die Bildung des Knorpels um Statocyste und Augenganglien ausgezeichnet zu beobachten. Histologisch unterscheidet sich dieses Gewebe sehr scharf von den Ectodermverdickungen und anderen Theilen der Anlage des weißen Körpers, ist dagegen völlig ähnlich den sich während dieser Zeit bildenden Mantelknorpeln. Gerade diese Ähnlichkeit aber macht die Bedeutung des um das Nervensystem sich bildenden Gewebes als Knorpel unzweifelhaft.

Klaatsch interessirt die Frage, ob der ectodermale Ursprung des Knorpels möglich sei; eben die Mantelknorpel sind ein gutes Object zur Beantwortung dieser Frage. Der Knorpel ist hier ziemlich bedeutend, und seine Structur ist sehr deutlich: die gut begrenzten, ovalen oder runden Zellen liegen in einer amorphen Zwischensubstanz. Nach innen ist der Knorpel durch eine scharfe Linie von der Musculatur abgegrenzt; nach außen hin geht er allmählich in eine Schicht undifferenzirter kleiner Zellen über, augenscheinlich einen Theil der primären Zellmasse, aus der sich der Knorpel hervorbildet. Ganz außen endlich verläuft hier eine Schicht kleiner und flacher Ectodermzellen der Mantelhöhle. Die Zellen dieses Epithels sind denen der Schicht zwischen Ectoderm und Knorpel so ähnlich, dass der Verdacht leicht rege werden kann, hier sei der Knorpel durch Auswachsen der Epidermis entstanden. Ich habe diese Frage nicht näher untersucht, denn es lagen mir nur Präparate sehr später Stadien mit schon fertigem Mantelknorpel vor; jedoch scheint mir ein verschiedener Modus für die Bildung des Mantelknorpels und der Knorpelhülle der Nervenganglien, die unzweifelhaft aus der primären Mesodermhülle entsteht, kaum möglich. Desshalb werden auch die Mantelknorpel, obwohl sie dicht unter der Epidermis liegen, wahrscheinlich durch locale Differenzirung der subepithelialen (mesodermalen) Bindegewebsschicht — derselben Schicht, in der die Chromatophoren entstehen — gebildet.

Viel größere Schwierigkeiten, als die Knorpelentwicklung, bietet die Entscheidung der Frage nach der eigentlichen Bedeutung der

Ectodermanlagen dar, die ich in meiner Arbeit als die Anlagen des weißen Körpers erkannt hatte. Ihrer Lage nach entsprechen sie im Embryo unzweifelhaft dem weißen Körper: ein einfacher Schnitt mit einem Messer durch einen in Alcohol gehärteten Kopf von *Sepia* genügt, um sich davon zu überzeugen, dass der weiße Körper um das Auge und sein Ganglion dieselbe Lage einnimmt, die auf Präparaten von *Sepia*- und *Loligo*-Embryonen die oben beschriebenen Ectodermanlagen einnehmen. Ob diese aber auch wirklich sich unmittelbar in den weißen Körper verwandeln, das ist noch eine große Frage. In meiner Arbeit habe ich die Vermuthung ausgesprochen, die genannten Ectodermanlagen würden in der postembryonalen Periode wahrscheinlich von den Zellen mesodermalen Ursprungs, die ihre Stelle einnehmen und als eigentliche Quelle der Lymphknoten dienen, verdrängt. Jetzt ist mir diese Vermuthung noch wahrscheinlicher, und zwar aus zwei Gründen. Erstens sehen sämmtliche oben beschriebene Ectodermgebilde am Ende ihrer Entwicklung unzweifelhaft degenerirt aus: obgleich stellenweise noch Mitosen vorkommen, so scheinen die Kerne doch die normale Structur zu verlieren und werden von Carmin stark tingirt; so auch in Fig. 24—28 meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers, wo diese Anlagen in den mittleren und späteren Stadien viel dunkler sind als die des Nervensystems und der anderen Gewebe. Nicht selten ist die Färbung dabei nur auf die eine Kernhälfte concentrirt. Zweitens fand ich bei *Sepia*-Embryonen zwischen dem Auge und dem optischen Ganglion Mesodermanlagen, die unzweifelhaft einen Bestandtheil des weißen Körpers bilden. Oben nun habe ich pag. 134 die Mesodermzellengruppe im hinteren Winkel des Augenstieles neben dem Visceralganglion beschrieben, aus der die so charakteristischen großen Zellen des Augensinus hervorgehen; auch habe ich schon angegeben, dass ganz ähnliche Haufen von Mesodermzellen zwischen der Hinterwand des Auges und dem optischen Ganglion entstehen: eine größere Anhäufung liegt über dem Austritte der Nervenfasern des optischen Nerven, eine kleinere unter dem Nerv (Taf. 10 Fig. 93 *mes*; Fig. 87 *c.b*). Die Mesodermzellengruppe, die die Zellen des Augensinus liefert, wird allmählich hierzu verbraucht und schwindet zu Ende der Embryogenese ganz; die ähnlichen Gruppen zwischen Auge und Ganglion dagegen betheiligen sich an der Bildung der Zellen des Augensinus nicht, sondern bleiben im Embryo unverändert bestehen. Sie wachsen nur etwas an, ihre Zellen werden kleiner und erinnern an den charakteristischen Bau des weißen Körpers. Nur die zum

Augapfel hinziehenden Muskeln trennen die Mesodermzellen von den Ectodermanlagen des weißen Körpers ab. Die Lage dieser Mesodermanlagen zwischen Augapfel und optischem Ganglion weist auf ihren Antheil an der Bildung des weißen Körpers hin. Sehr nahe lag daher die Vermuthung, dass die Zellen der wachsenden Mesodermanlage die Überreste der Ectodermanlagen verdrängen und so als Quellen der Bildung des weißen Körpers erscheinen. Diese Frage kann aber nur durch Untersuchung der postembryonalen Histogenese entschieden werden, und so muss ich sie leider in der Schwebe lassen.

Bei den Embryonen von *Loligo* existirt diese Mesodermanlage ebenfalls, aber nicht so scharf ausgeprägt und in kleinerem Maßstabe als bei *Sepia*. Der Haufen großer Mesodermzellen von demselben Typus liegt hier nämlich im Augensinus, auch zwischen Auge und optischem Ganglion, aber vor diesem und ohne seinen Wandungen anzuliegen und in den engen Raum zwischen beiden einzudringen, wie bei *Sepia;* es ist ein schmaler Zellstreifen, der nur unten in eine größere Masse übergeht.

Die Zellen des Augensinus; die Kiemenherzen und Pericardialdrüsen. Der Augensinus wird zu Ende der Embryogenese bedeutend kleiner, umgiebt aber immer, wenn auch stark verengt, den Augapfel und das optische Ganglion. Seine beiderlei Zellen (s. oben pag. 132 ff.) verschwinden allmählich; die mit einander durch feine Fortsätze zu langen Fäden vereinigten kleinen Zellen durchziehen wie früher stellenweise das Lumen von einer Wand zur andern, und nur selten trifft man noch an den Wänden die großen plasmatischen Zellen, die so blass sind, dass man ihre Contouren vom Blute kaum unterscheiden kann. Augenscheinlich haben diese Zellen ihre Rolle schon im Embryo beendet.

Dafür treten aber am Ende der Embryogenese schon die definitiven Blutzellen auf. Es giebt deren genug, sowohl im Augensinus als auch in der Hohlvene und den anderen Blutgefäßen.

In der Beschreibung der 3. Periode habe ich oben pag. 131 großer vacuolisirter Zellen gedacht, die die Wände der Kiemenherzen auskleiden. Später wächst ihre Anzahl allmählich, sie lagern sich in mehrere Schichten dicht an einander, verändern sich aber sonst nicht (Taf. 9 Fig. 77, Taf. 10 Fig. 96). Die bedeutende Entwicklung dieser Zellen führt zur Verdickung der Wände der Kiemenherzen: während die Wand der mit dem Kiemenherzen communicirenden Hohlvene nur aus einer feinen Schicht flacher Zellen besteht, bleibt im Kiemenherzen selber nur eine relativ sehr enge Höhle übrig. So

nähert sich schon das Kiemenherz seiner definitiven Structur; denn auch bei den erwachsenen Thieren ist es durch seine kleine Höhle und dicken Wandungen ausgezeichnet, wobei letztere — wenigstens in den äußeren Schichten — aus einer compacten Masse großer Zellen mit einzelnen Bündeln Muskelfasern dazwischen bestehen. In den inneren Schichten scheinen diese Zellen zu degeneriren.

Kowalewsky hat gezeigt, dass die Wand des Kiemenherzens bei den erwachsenen Cephalopoden excretorisch thätig ist; die großen Zellen, deren Entwicklung ich beschrieben habe, sind ihrer Reaction nach sauer: sie scheiden das in das Blut injicirte Ammoniakcarmin aus und färben sich bei Einführung von Lackmustinctur roth.

Im beinahe reifen Embryo verschwinden also aus dem Blute fast alle großen vacuolisirten Zellen der Augensinuse; die ihnen ähnlichen Zellen der Kiemenherzen dagegen vermehren sich und führen zur Bildung der verdickten Kiemenherzwand. Die Theilnahme beider Arten an der Bildung der Blutkörperchen, wie das Bobretzky von den Kiemenherzzellen angiebt, scheint mir zweifelhaft, ich habe mich wenigstens davon nicht überzeugt. Daher bleibt die Entstehung der definitiven Blutzellen von *Loligo* für mich noch immer unerforscht. Zwar sind die Blutgefäße in einigen Abschnitten reich an allerlei Zellen, aber ihren Zusammenhang mit den echten Blutzellen kann ich nicht finden und weiß daher nicht, wo und wie sich letztere bilden. Das Wahrscheinlichste ist jedoch, dass sie aus den mit langen Auswüchsen versehenen Mesenchymzellen des Augensinus und Hintersinus entstehen.

Die Anlage der Pericardialdrüse, die dem Kiemenherzen ansitzt, bewahrt bis zu Ende ihren embryonalen Charakter — d. h. sie bleibt ein compactes Zellhäufchen, das außen von flachem Peritonealepithel bekleidet ist (Taf. 9 Fig. 77). Anfangs ist die Grenze zwischen ihr und dem Kiemenherzen sehr gut zu sehen; die Wandungen des letzteren sind vollständig gesondert und werden von der compacten Drüsenanlage eingestülpt. Später verwischt sich aber manchmal diese Grenze vollständig, und die Drüse erscheint als eine locale Verdickung des Kiemenherzens, obwohl sie sich auch histologisch davon unterscheidet. Die vom Peritonealepithel bekleidete Anlage der Drüse ist eigentlich nur die Anlage der Wand oder des Stromas der definitiven Drüse; der epitheliale Drüsentheil hingegen entsteht durch mehrfach verzweigte Einstülpung des Peritonealepithels erst im jungen Thiere.

Das Dotterorgan. Im Laufe der 4. Periode wandert der ganze

unverbrauchte, noch sehr bedeutende Theil des Nährdotters aus dem äußeren Dottersacke in den Embryo, wo er zwischen den Organen liegt und diese stark seitlich und nach unten verdrängt, während er die Pericardialhöhle fast ganz zusammendrückt. Der Dotter ist aber wie früher in seine Entodermhöhle, die wieder interessante Veränderungen zeigt, eingeschlossen.

Oben pag. 144 habe ich aus einander gesetzt, wie die Kerne der Dotterhülle gleich nach deren Bildung aus den primären Entodermzellen die so charakteristische Form der langen, oft sehr unregelmäßigen, an Chromatin armen Bläschen mit deutlicher Membran annehmen: beinahe Alles, was von der färbbaren Kernsubstanz vorhanden ist, wird in 1 oder 2 größeren Nucleolen concentrirt. Die Kerne vermehren sich stark durch directe Theilung, viele aber degeneriren und zerfallen. Die Degeneration nimmt hier mehrere sehr charakteristische Formen an, zugleich aber macht die Vermehrung so große Fortschritte, dass die Dotterhülle im reifen Embryo viel reicher an Kernen ist als zu Anfang.

Am Ende der 4. Periode bedeckt die Dotterhülle den Dotter mit einer bedeutend dickeren Plasmaschicht als früher; es ist aber schwer zu entscheiden, ob die ganze Schicht aus Plasma oder auch aus metamorphosirtem Dotter besteht. Die Kerne liegen noch in der Plasmaschicht, unterscheiden sich aber bedeutend von denen früherer Stadien (Taf. 9 Fig. 69, 70). An Stelle der langen, blassen und anscheinend leeren Kerne liegen nun ziemlich große, rundliche, ganz normale Kerne: jeder hat 1 oder 2 Nucleolen und ein typisches Gerüst, so dass er sich ziemlich intensiv tingirt. Nichts weist mehr auf die Degeneration hin. Die Kerne theilen sich noch immer direct, wie die nicht seltenen bisquitförmigen mit 2 Nucleolen beweisen. Die Bilder der Kerndegeneration, die früher so gewöhnlich und so mannigfaltig waren, fehlen dagegen ganz. In der 3. Periode war die Degeneration besonders intensiv im hinteren Abschnitt des Dotters, wo die Plasmaschicht bedeutend verdickt und voll großer blasiger, platzender und zerfallender Kerne war. Jetzt hat dies aufgehört, und die hinteren Lappen des inneren Dotters sind wie der übrige Dotter von einer einfachen Plasmaschicht ausgekleidet, die keine locale Verdickung mehr bildet und nur wenige normale Kerne enthält.

Wir sehen also, dass die Kerne der Dotterhülle von Anfang an einen besonderen Charakter hatten, der auf ihre Degeneration hinwies, arm an Chromatin waren, sich energisch direct theilten und massenhaft zu Grunde gingen. Am Ende der Embryogenese hingegen

werden die letzten Generationen dieser Kerne wieder völlig normal. Es findet eine Art Restauration des normalen Kernhabitus statt, und alle Übergänge vom blasenförmigen, chromatinarmen Kern bis zu solchen mit typischem Chromatinnetz sind vorhanden. Dabei sistirt der Kernzerfall vollständig, obwohl die Kerne sich weiter direct theilen. Es ist dies um so merkwürdiger, da alle diese Kerne doch sammt der ganzen Dotterhülle dem Untergange geweiht sind, denn auch der Rest des Dotters im Embryo wird postembryonal verbraucht, während die Zellen seiner Hülle sich an der Bildung der alsdann schon fertigen Gewebe des Embryos nicht betheiligen.

Leider habe ich aus Mangel an Larven von *Loligo* die definitive Assimilation des Dotters, mit dem der Embryo das Ei verlässt, nicht untersuchen können.

Die Ursache dieser merkwürdigen Rückkehr der Kerne zum normalen Typus bleibt mir gänzlich unbekannt. Ich verweise nur auf einen Umstand, der hier vielleicht einige Bedeutung hat: auf die Verdickung der Plasmaschicht der Dotterhülle. Anfangs war die Hülle nur ein ganz feiner kaum merklicher Überzug über den Dotter, und ihre Kerne mussten daher platt und stark in die Länge gezogen sein. Am Schlusse der Embryogenese verdickt sich die Plasmaschicht bedeutend, und ihre Kerne können nun rund werden. Wirkt wohl die Form des Kernes auf die Ausbildung seines Chromatingerüstes ein? Darüber fehlen mir sichere Angaben — möglicherweise verfügt aber die Histologie über Gesichtspunkte in dieser Frage.

Jedenfalls ist die Reihe der Formveränderungen dieser Kerne nicht ohne Interesse für die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Kernformen und der directen Theilung. Bekanntlich gilt letztere bei den Metazoen vielen Autoren (besonders Ziegler und vom Rath) für ein Zeichen der Degeneration; die Zellen, deren Kerne sich amitotisch theilen, sind dem baldigen Untergange geweiht. Obgleich sich solche Theilung mehrere Male nach einander wiederholen kann, so können derartige Kerne doch keine jungen Elemente mehr liefern. Die directe Kerntheilung wird oft von keiner Zelltheilung gefolgt und kommt hauptsächlich da vor, wo die Kerne an besonders energischer Excretion oder Assimilation Theil nehmen (Ziegler 1 pag. 376). Mit diesen Ansichten stimmen meine Beobachtungen an der Dotterhülle der Cephalopoden gut überein.

Die Dotterhülle ist ein Plasmodium, worin die Kerntheilung von der Zelltheilung nicht begleitet wird. Sie assimilirt recht energisch,

verarbeitet den Dotter und hilft dem Embryo ihn zu assimiliren. Ihre Kerne vermehren sich direct, betheiligen sich an der Ausbildung der Gewebe nicht und zerfallen endlich. Nur in einer Beziehung weichen sie merkwürdig von den Folgerungen Ziegler's ab. Ziegler betont nämlich sowohl in seiner Arbeit (2) über die Blutbildung bei Knochenfischen, als auch in der (1) über Amitose mit besonderem Nachdruck, dass die Kerne sich im Periblast der Fischembryonen durch Größe, unregelmäßige Form und anomale Armuth an Chromatin auszeichnen und sich direct theilen. All dies sieht er für Zeichen der Kerndegeneration an, und nach ihm zerfallen die Periblastkerne, wenn sie ihre trophische Function beendet haben, ohne bei der Ausbildung der Gewebe thätig zu sein. Bei *Loligo* haben die Kerne der Dotterhülle ebenfalls eine trophische Bedeutung, betheiligen sich auch nicht an der Ausbildung der Gewebe; ferner zeigen sie in gewissen Stadien dieselben morphologischen Besonderheiten wie die Periblastkerne, degeneriren auch einer nach dem andern. Die letzten Generationen dieser Kerne aber kehren zur normalen Kernstructur zurück und bereichern sich wieder mit Chromatin; sie theilen sich zwar direct weiter, sind auch zum Zerfalle verurtheilt, nichts in ihrem Habitus deutet aber auf ihre Degeneration hin, und im Laufe dieser Periode hat die Degeneration sicher nicht mehr Statt.

Wir sehen also, dass Kerne von anomaler Structur, die sich direct theilen, wobei sie meist zu Grunde gehen, dennoch wieder normale Kerne produciren. Mithin ist die beschriebene Kernstructur kein unanfechtbares Merkmal der Kerndegeneration. Vielleicht ist sie ein temporärer krankhafter Zustand, der von gewissen Bedingungen hervorgerufen wird und bei Veränderung oder Abschwächung derselben verschwinden kann.

Zugleich kann auch eine andere Frage gestellt werden: wenn die Nachkommenschaft solcher Kerne wiederum normal sein kann, erhält sie nicht vielleicht auch zugleich die Fähigkeit zur mitotischen Theilung? Bei *Loligo* finden wir das nicht, sondern auch die normalen Kerne der Dotterhülle in der 4. Periode theilen sich direct weiter. A priori ist das aber wohl nicht unmöglich, und die Ansicht, dass die directe Theilung auf Degeneration hindeute, und dass die sich direct theilenden Kerne nicht mehr zur Mitose zurückkehren können, scheint mir noch immer strittig zu sein.

Bei Protozoen, nämlich bei den Heliozoen, kann der Kern bei der Knospung, wie Schaudinn (Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur

Centrosomenfrage. in: Verh. D. Z. Ges. 6. Vers. 1896) gezeigt hat, nach einigen directen Theilungen zur Mitose zurückkehren; es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass auch in den Knospen die Kerne, die direct ohne Theilnahme des Centrosoms entstanden waren (das Centrosom wird bei ihnen neugebildet), mit der Neubildung des Centrosoms die Fähigkeit zur Mitose erlangen.

Hoffmann Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. in: Morph. Jahrb. 24. Bd. 1896) beschreibt und zeichnet in Fig. 8 mehrere Mitosen der Dotterkerne (Merocyten) von *Acanthias*, die im hinteren Theile des Embryos im Dotter zerstreut sind. Wenn sich diese Angabe bestätigen sollte, so würde sie von hohem Interesse sein; sie widerspricht aber in einem solchen Grade allen Beobachtungen an den Dotterzellen anderer Thiere, dass ich sie nicht als Beweis dafür anzusehen wage, dass auch bei den Metazoen Kerne, die amitotisch entstanden sind, sich mitotisch theilen können.

Es ist leicht möglich, dass Hoffmann mit abnormen Erscheinungen zu thun hatte, ähnlich denen, die Samassa von der Keimscheibe von *Salmo irideus* beschrieben hat. Hier zerfällt die Scheibe in krankhaften Fällen nicht in Zellen, sondern wird zu einem Syncytium mit mehreren Strahlungen, die Verfasser der Anwesenheit frei im Plasma liegender, von den Kernen unabhängiger Centrosomen zuschreibt (Samassa, Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation. 3. Teleostier. in: Arch. Entwickelungsmech. 3. Bd. 1896).

Wie schon oben p. 149 gesagt, beobachtete ich bei *Phalangium* in frühen Stadien Kerne, die den sich fragmentirenden Kernen des Periblasts der Knochenfische und denen des Dotters von *Loligo* ganz entsprechen. Ich glaubte aber damals, gegen Ziegler, einem solchen Zustande der Kerne brauche nicht nothwendig ihre Degeneration zu folgen, und gelangte auch zur Überzeugung, dass die Derivate dieser Kerne später das Mitteldarmepithel lieferten. Auch jetzt noch scheint mir eine solche Deutung zulässig zu sein. Zwar zerfallen die großen und so sehr den Entodermkernen von *Phalangium* ähnlichen Kerne im inneren Dotter von *Loligo* in der 3. Periode rasch; ihre letzten Generationen jedoch unterscheiden sich beinahe gar nicht von normalen Kernen. Bei *Phalangium* sind aber die chromatinarmen Kerne auch nur eine Zeit lang blasenförmig; später haben die Entodermzellen wieder viel kleinere normale Kerne. Ferner gehen auch bei *P.* ohne Zweifel viele Kerne zu Grunde, die Derivate der primären Entodermzellen aber müssen, wie ich damals angenommen hatte, das Darmepithel liefern. Auch jetzt scheint mir diese Deutung richtig zu sein, und ich glaube, die Bildung des Entoderms bei *P.* verläuft nach dem von mir unten pag. 184 ff. gegebenen Schema, d. h. ein Theil des Entoderms degenerirt, der andere liefert die entodermalen Organe des Embryos. Am nächsten mag dieser Vorgang bei *P.* dem bei *Sympodium* stehen.

Der äußere Dottersack ist beim reifen Embryo nur ein birnförmiges Säckchen vorn am Kopfe zwischen den Armen (Taf. 10 Fig. 92). Er enthält noch eine von der Dotterhülle bedeckte unbedeutende Menge Dotter. Die Ectodermhülle des Dottersackes bestand zuerst (s. oben pag. 142) aus sehr niedrigen und breiten Zellen; zugleich mit der Verkleinerung des Sackes werden diese Zellen, indem sie sich gegenseitig comprimiren, immer höher. Ihre Kerne werden ebenfalls länger und haben gleich denen der inneren Dotterhülle mehr Chromatin als früher.

Die Mesodermzellen, die sich früher im Blutsinus zwischen den beiden Hüllen des Dottersackes befanden, existiren noch jetzt, bilden aber, da sie nicht mehr über eine relativ große Strecke zerstreut sind, ein ziemlich compactes Häufchen.

V.

Über die Entwicklung der Augen.

Bis jetzt habe ich gar nichts von der Entstehung der Sinnesorgane, nämlich des Geruchsorgans, der Statocysten und der Augen erwähnt; sie ist morphologisch so genau von meinen Vorgängern untersucht worden, dass ich beinahe gar nichts dazu beitragen kann. Die Entwicklung der Augen haben bei verschiedenen Cephalopoden Grenacher (1), Lankester und Bobretzky, besonders genau aber Letzterer, untersucht, und ich kann im Großen und Ganzen die Beobachtungen dieser Autoren nur bestätigen. Es schien mir aber dennoch nicht überflüssig zu sein, da die bisherigen Abbildungen ein ziemlich schematisches Gepräge tragen, einige Figuren von der Entwicklung der Augen zu geben, die meine besten Präparate genau wiedergeben, und meine Beobachtungen kurz zu beschreiben.

Die Anlagen der Augen erscheinen sehr früh und fallen mit dem Auftreten der Kopfganglien zusammen oder gehen ihm selbst etwas voran. Sobald sich nämlich an der Eioberfläche die ersten Zeichen verschiedener Organanlagen zeigen, werden auch die Augenanlagen als ziemlich scharfe, große, ovale Flecken rechts und links von dem kaum angedeuteten Stomodäum sichtbar.

Diese ovalen Flecken werden durch locale Differenzirung des Ectoderms hervorgerufen. Die übrigen Ectodermzellen haben nämlich noch ihren embryonalen Charakter bewahrt, an den Augenanlagen hingegen werden sie zu einem hohen Cylinderepithel. Obgleich die Kerne in der ganzen Dicke der Anlage zerstreut und in mehreren Schichten gelagert sind, handelt es sich jedoch unzweifelhaft nur um eine Zellschicht.

Später nun verwandelt sich dieses Cylinderepithel in die Retina, und so beginnt die Entwicklung des Auges mit der Ausbildung der Retina im äußeren Ectoderm.

Unter den Kernen dieser Epithelanlage giebt es viele Mitosen. Das Ectoderm liegt hier beinahe unmittelbar der Dotterhülle an; nur wenige Mesodermzellen trennen beide Gebilde von einander.

Gleich nach dem Auftreten dieser localen Differenzirung des Ectoderms bildet sich um sie herum eine Ectodermfalte, die sich nach Innen einbiegt und die Augenanlage bedeckt. Auf der Unterseite der Anlage entsteht diese Falte etwas früher als auf der Oberseite. Zwischen beiden Blättern der Falte liegen einige Mesodermzellen. In Folge dieser Ringfalte nimmt die Anlage den Habitus einer Einstülpung an. Allmählich schließt die Falte sie von allen Seiten ein und wächst über ihr zusammen. Alsdann ist die Anlage zu einer Blase geworden, deren Innenwand aus dem primären Ectoderm der Anlage besteht und, wie gesagt, die Retina liefert. Die Zellen derselben sind noch höher und feiner geworden, und zugleich hat sich die Blase ziemlich stark verkleinert. Ihre äußere Wand, die aus zwei Ectodermblättern mit einer Mesodermschicht dazwischen besteht, liefert den Ciliarkörper (Corpus epitheliale) und die Linse (vgl. Bobretzky, Fig. 33, auch Fig. 10, 11, 12 meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers).

Nun gehen in der Außenwand der Augenblase Veränderungen vor (Taf. 10 Fig. 83): in ihrem inneren Ectodermblatte gruppiren sich die centralen Zellen zu einem Epithel, und ihre Kerne werden größer; die peripherischen Zellen dagegen bleiben, wie sie sind, verschieben sich aber etwas von den Rändern über die großen Centralzellen hin. Im äußeren Ectodermblatte vergrößern sich die Centralzellen auch etwas, aber nicht so sehr. Auch weichen beide Ectodermblätter der äußeren Wand etwas aus einander, und zwischen ihnen bildet sich ein Blutraum.

Sodann wird allmählich die Außenwand der Augenblase von einer neuen ringförmigen Hautfalte umwachsen, die zur Entstehung der sogenannten Iris führt, und zugleich beginnt die Bildung der Linse. Die Linse besteht bekanntlich aus zwei Segmenten: einem inneren großen und einem äußeren kleineren, das in die vordere Kammer vorspringt. Beide sind cuticulare Abscheidungen der Ectodermwandungen. An der Innenfläche der Augenblase tritt eine solche Abscheidung auf, die den großen centralen Zellen anliegt Fig. 84). Die Linsenanlage ist ein Vorsprung dieser Membran und hat die Form eines Stäbchens, das in die Höhle der Augenblase hineinragt. Bobretzky schreibt die Bildung der Linse den großen Epithelzellen, die sich im Centrum der Wand bilden, zu. Wenn aber diese Zellen an dem genannten Processe Theil nehmen, so geschieht das wohl nur ganz zuerst, später hingegen werden sie an die Peripherie gedrängt, und das Centrum der Innenseite der Augen-

blasenwand ist dann da, wo die Linse liegt, ganz frei von Zellen (Fig. 85). Die oben beschriebenen kleinen peripherischen Zellen bilden nach dem Centrum hin eine Art von Vorsprung und bedecken die großen Zellen, so dass sie nicht mehr auf der Oberfläche, sondern schon in dem verdickten und das Corpus epitheliale bildenden Theile der äußeren Wand zu liegen scheinen. Sodann wird auch sichtbar, dass gerade diese kleinen peripherischen Zellen die größte Bedeutung bei der Linsenbildung haben; so besonders gut an Präparaten von *Sepia* nach Färbung mit Hämalaun und Orange G. Man sieht dann, wie von den kleinen Zellen eine Cuticularmembran ausgeht, die den großen Epithelzellen anliegt und unmittelbar in die Außenschicht der Linse übergeht (Fig. 86). Von Orange wird sie schwach tingirt, und man sieht, dass ihre Fasern die Fortsätze der nun die innere Fläche des Epithelkörpers bildenden kleinen Zellen sind. Die großen Zellen hingegen, die ins Innere des Corpus epitheliale verschoben sind, scheinen sich an der Bildung der Linse gar nicht zu betheiligen.

Das äußere Linsensegment bildet sich eben so, nur im kleineren Maßstab. Zuerst scheidet sich an der ganzen Außenfläche der Außenwand der Augenblase eine Cuticula ab; dann schwinden im Centraltheile die Ectodermzellen — auf welche Weise, konnte ich nicht ermitteln — und das Linsensegment wächst nun auf Kosten der kleinen peripheren Zellen der Außenwand. Zuerst besteht noch zwischen beiden Segmenten eine feine Schicht Mesodermzellen, dann verschwinden auch diese, und beide Segmente liegen einander dicht an. Die Grenze zwischen beiden besteht aber als scharfer Strich nicht nur im Embryo, sondern auch, wie bekannt, bei erwachsenen Thieren.

So ist der Centraltheil der äußeren Wand der primären Augenblase von der sich hier bildenden Linse besetzt; der periphere Theil verwandelt sich in das Corpus epitheliale, das zwischen Linse und Retina liegt. In späteren Stadien hat es auf Schnitten die Form einer Birne, die mit dem Stiele der Linse zugewandt ist (Fig. 87 *C.ep.*). Die innere Fläche wird von den kleinen epithelialen Zellen mit länglichen Kernen gebildet; diese Zellen gehören unmittelbar der Reihe der Retinazellen (nach Grenacher [2] Limitanszellen der Retina) an und bilden einen Vorsprung nach der Linse. Später bilden sie eine Verdickung oder eine Anhäufung am peripheren Ende des Corpus epitheliale; zum centralen Ende ziehen haupt-

sächlich ihre cuticularen Fortsätze, die als Fasern zur Bildung der concentrischen Schichten der Linse dienen (Fig. 85, 86, 88).

Da die Entstehung der Linse unzweifelhaft von der Ausnutzung der Zellen, die zu ihrem Aufbaue das Material liefern, begleitet wird, so könnte man vermuthen, dass die Epithelverdickung der inneren Oberfläche des Epithelkörpers am peripheren Rande desselben zur Regeneration dieser Epithelschicht, die am Centralende stets verbraucht wird, diene.

Die oberflächliche, zur Höhlung der Hinterkammer gerichtete Epithelschicht ist stark pigmentirt; an der Grenze der Netzhaut setzt sich diese Pigmentschicht unmittelbar in das Netzhautpigment fort, das an der Basis der Rhabdome im Gebiete der Limitanszellen liegt; letztere dienen nach Grenacher als unmittelbare Fortsetzung der Epithelzellen der Vorderwand der Augenblase.

Unter der inneren epithelialen Oberfläche des Corpus epitheliale liegt die dessen Hauptmasse bildende Anhäufung eigenthümlicher großer Zellen mit großen Kernen, die ihrer Entstehung nach auch zu den Epithelzellen der inneren Ectodermhülle der Augenblase gehören. Wir haben schon gesehen, dass im Centraltheile der Außenwand der Augenblase an deren Innenseite die Ectodermzellen sich vergrößern und zu einem Epithel werden. Während der Bildung der Linse werden die großen Zellen an die Peripherie gedrängt und durch kleinere Ectodermzellen, die die Fasern der Linse ausscheiden, bedeckt. So kommen diese anfänglich oberflächlichen Ectodermzellen ins Innere des Epithelkörpers zu liegen. Anfänglich behalten sie aber, obgleich zur Peripherie verdrängt, ihre einschichtige, palissadenartige Anordnung (Fig. 85, 86) bei; später vermehren sie sich bedeutend und bilden eine unregelmäßige große Zellengruppe. Sie sind — dies ist aber nur an Sagittalschnitten, die also ungefähr parallel oder unter einem kleinen Winkel zur Irisoberfläche und zum Corpus epitheliale geführt werden, ersichtlich — dreieckig oder birnförmig und laufen in einen feinen, langen Fortsatz aus (Fig. 89). Sie bestehen aus einem großen, homogenen Plasmakörper und einem großen ovalen Kerne.

Die physiologische Bedeutung dieser Zellen ist unbekannt; mit der Bildung der Linse, wie das Bobretzky annahm, haben sie nichts zu thun, sondern diese wird ausschließlich von den kleinen Epithelzellen der inneren Oberfläche aufgebaut. Morphologisch entsprechen sie den Zellen der inneren Schicht der Cornea des Gastropodenauges. Wie bekannt, sind diese Augen einfache, geschlossene

(wenn auch nicht immer) Ectodermblasen, den primären Augenblasen des Cephalopodenauges homolog. Die Hinterwand der Blase verwandelt sich in die Retina, die Außenwand mit der äußeren Epitheldeckschicht in die Cornea. Diese Cornea bewahrt ihren zelligen Bau, und ihre Innenwand besteht aus flachen oder aus größeren quadratischen Zellen. Einen ganz ähnlichen Bau hat die Außenwand der Augenblase der Cephalopoden vor der Bildung der Linse: ihre innere Oberfläche besteht aus ziemlich großen Ectodermzellen; bei der Entstehung der Linse werden sie bei Seite gedrängt und zugleich durch kleinere Epithelzellen bedeckt. Folglich sind diese großen Zellen, die die Hauptmasse des Corpus epitheliale ausmachen, den die Innenfläche der Cornea der Gastropodenaugen bekleidenden Zellen homolog.

Das Mesoderm ist im Corpus epitheliale der reifen Embryonen ziemlich schwach vertreten. Eine Schicht liegt zwischen der äußeren Epithelwand des Corpus epitheliale und der Schicht der großen Zellen; einzelne Mesodermzellen kommen auch unter den letzteren vor.

Die soeben erwähnte äußere Wand des Epithelkörpers (Fig. 86, 88, 89 *a.w.*) besteht aus einer Schicht kleiner Ectodermzellen mit großen Kernen. Zum Centralende hin werden diese immer kleiner, denn hier werden sie zur Bildung des äußeren Segmentes der Linse verbraucht. Nach dem peripheren Ende hingegen geht das einschichtige Epithel in eine Epithelverdickung über, die eine Anhäufung kleiner Zellen mit länglichen Kernen vorstellt und wahrscheinlich zur Regeneration des äußeren Ectodermüberzuges des Corpus epitheliale dient.

Die innere Oberfläche der Iris, die dem äußeren Linsensegmente anliegt, ist in den späteren Stadien ebenfalls stark pigmentirt. In ihrer Dicke wie überhaupt in der Umgegend der Augenblase, in der Wand des primären Augenstieles und weiter innen in der Bindegewebshülle des Auges lagern sich die kleinen Körnchen ab, die die Argentea externa bilden. Endlich führt die oben beschriebene Umwachsung der Augenstiele durch Hautfalten, die auch die Iris bedecken, zur Entstehung einer subcutanen Höhle, in der das Auge liegt, und zur Entstehung der Cornea (Fig. 87). Hiermit ist die äußere Ausbildung des Auges beendet.

Die Differenzirung der Netzhaut beginnt viel später als die Ausbildung der Linse und des Corpus epitheliale. Vorher war die Netzhaut eine compacte Masse feiner länglicher Kerne, die in

mehreren Schichten liegen, aber nur einer Schicht sehr feiner, langer stabförmiger Zellen angehören und beinahe bis zur inneren Oberfläche der Netzhaut reichen, wo die Enden der Zellen mit scharfer Grenze sichtbar werden. Am freien Rande der Zellen beginnt schon die Bildung der Stäbchen als einer feinen auf den Schnitten scharf gesonderten Schicht (Fig. 90 *Rh*). Unter den Kernen finden sich oft Mitosen, und zwar merkwürdiger Weise am häufigsten in der innersten Schicht, die den freien Zellenden am nächsten liegt; mehr zur äußeren Oberfläche der Netzhaut hin sind sie sehr selten.

Die weiteren Veränderungen im Bau der Netzhaut beginnen erst, wenn die Linse schon ziemlich entwickelt ist und als Kugel in die Augenblasenhöhle eindringt. Die Netzhaut ist bis dahin von außen, d. h. von der Seite der Gewebe durch eine scharf contourirte, feine, structurlose Membran begrenzt, die später die sogenannte Grenzmembran bildet (s. unten pag. 181). Sie ist folglich Anfangs eine Art äußerer Hülle, ihre Basalmembran; später treten aber die Kerne der Netzhaut durch sie nach außen, und damit nähert sich die Membran der Stäbchenschicht. Zuerst tritt nur eine Kernschicht, die folglich von der übrigen Netzhautmasse durch die Grenzmembran getrennt wird, durch. Bobretzky bildet ab und beschreibt eine Netzhaut (Fig. 80 *A*), wo die äußere Kernschicht von den übrigen durch einen scharfen Strich getrennt ist. Ich habe aber auch solche Präparate erhalten, wo die Absonderung dieser Schicht erst an der Peripherie der Netzhaut beendet ist, während im Centrum die Kerne noch als compacte Masse liegen; man sieht den feinen Strich der Grenzmembran, der an der Peripherie die Kerne trennt, unmittelbar in den Strich der äußeren Membran übergehen, die die Netzhaut dort, wo die Ausscheidung der Kerne noch nicht begonnen hat, überzieht (Fig. 90 *M*). Das zeigt deutlich, dass die Grenzmembran sich nicht zwischen beiden Netzhautschichten bildet, sondern schon vor deren Zerspalten in Schichten existirt und die Netzhaut von außen überzieht; die sich absondernden Zellkerne aber treten durch sie wie durch ein Sieb nach außen.

Dass die Schicht von Kernen, die außerhalb der Grenzmembran liegen, sich aus Zellen bilden könnte, die sich später der Grenzmembran anlagerten, kann wohl auch a priori kaum zugelassen werden. In Wirklichkeit sehen wir aber, dass die Zellen der Mesodermhülle des Auges sich nach Lage und Charakter scharf von den Netzhautzellen unterscheiden und an der Absonderung der äußeren

Kernschicht augenscheinlich keinen Antheil haben. Folglich ist nur meine obige Erklärung zulässig — nämlich dass die Zellen mit ihren Kernen durch die Grenzmembran hindurch nach außen treten.

Manchmal sieht man auch von einem Kerne der äußeren Schicht einen feinsten Ausläufer auf die gegenüberliegende Seite der Grenzmembran in der Richtung der übrigen Netzhautschichten ziehen und dort zwischen den Kernen verschwinden. Ich glaube, diese Ausläufer sind die beim Durchtritte durch die Grenzmembran verschmälerten Theile der Zellen, denen jene Kerne zugehören.

Als ein besonders gewichtiger Beweis für die Wanderung der Kerne durch die äußere Netzhautmembran dienen die häufigen Bilder, wo der Kern der Außenschicht vom scharfen Striche der Grenzmembran wie durchschnitten erscheint; offenbar liegt hier ein Moment des Austrittes selbst vor.

Allmählich wird nun so eine continuirliche Schicht geordneter Kerne von der übrigen Netzhaut durch die Grenzmembran abgetrennt. Diese Kerne fühlen sich augenscheinlich freier und nehmen eine rundlichere Form an im Vergleiche mit den länglichen Kernen der übrigen Netzhaut.

Weiter dringen immer neue Kernschichten durch die Grenzmembran hindurch, die sich so der Innenseite der Netzhaut nähert. Von der Innenseite wachsen in intensivster Weise die Stäbchen auf. Endlich kommt es zu der Lagerung der Netzhautelemente, die Bobretzky richtig beschreibt (vgl. Fig. 93 seiner Arbeit). Allerdings muss seine Deutung conform der späteren Arbeit von Grenacher (2) etwas geändert werden. Wir haben nämlich, wenn man von innen nach außen geht, in der Netzhaut der Augen reifer Embryonen von *Loligo* und *Sepia* folgende Schichten zu unterscheiden: eine ungemein feine structurlose Grenzmembran (limitans), die die Netzhaut von der Augapfelhöhle abgrenzt — auf den Präparaten löst sie sich gewöhnlich ab —; ihr folgt die Stäbchenschicht, sodann die Pigmentschicht und 2 Schichten von Kernen, die durch einen hellen Streifen (Fig. 87) von einander getrennt sind. Das Pigment lagert sich zuerst an der Oberfläche der Stäbchenschicht ab, am Ende der Entwicklung aber ist es am stärksten als tiefschwarze Schicht im äußeren Theile dieser Schicht zwischen den Stäbchen und den anliegenden Zellkernen angehäuft. An der Grenze der Netzhaut setzt sich diese Schicht direct in das die innere Fläche des Corpus epitheliale auskleidende Pigment fort. Aber auch am Ende der Entwicklung bleiben die Enden der Stäbchen, richtiger der Sehzellen selbst

pigmentirt, und feine Schichten von Pigmentkörnchen liegen in radialen Reihen zwischen den Stäbchen. Die Kernschicht unmittelbar hinter der Pigmentschicht gehört nach Grenacher nicht den Sehzellen der Netzhaut, sondern besonderen Limitanszellen an, die mit der Bildung der erwähnten inneren Grenzmembran (M. limitans interna zu thun haben. Vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte aus sind es die Kerne der ursprünglichen Netzhautanlage, die sich durch die äußere Grenzmembran nicht durchgedrängt haben, sondern innen geblieben sind. In der That liegt dieser Kernschicht außen als feinster, aber scharfer Strich die Limitans externa an. Hinter dieser besteht ein schmaler, heller, kernloser Zwischenraum, und dann folgt die mächtige Schicht der Kerne der Sehzellen, die an ihren inneren Enden die Stäbchen bilden.

So dienen meine Beobachtungen über die Entwicklung des Auges zur Bekräftigung der Deutung des Baues der Netzhaut, die vor Kurzem Lenhossék gegeben hat. Indem er vom Aufbaue der Netzhaut aus zweierlei Zellen, den Sehzellen und den einfachen Epithelzellen (Limitanszellen Grenacher's) als den unmittelbaren Fortsätzen des der Retina anliegenden pigmentirten Epithels der Augenwand handelt, bemerkt er, dass »die Sehzellen, mit einem guten Theil ihrer Längsausdehnung, speciell mit ihrem ganzen kernhaltigen protoplasmatischen Körper, eigentlich unter dem Epithel liegen, darunter eine zweite subepitheliale Schicht bildend, dass die eigentliche untere Grenze des Epithels durch die Grenzmembran gebildet wird.... Man kann nun ... die Anordnung der Cephalopodenretina in der Weise ableiten, dass der zu dem Stäbchen umgewandelte Theil der Sehzelle durch ein außerordentliches Längenwachsthum nicht nur stark über die Oberfläche des Epithels hervorwächst, sondern auch den eigentlichen, an jener Umwandlung nicht betheiligten Zellkörper unter das Epithelniveau herunterdrückt«. Meine Beobachtungen bestätigen das vollkommen, da die Grenzmembran der Netzhaut aus der primären Basalmembran hervorgeht, durch die die Enden der Sehzellen nach außen treten. An den Rändern der Netzhaut setzt sich die Grenzmembran in die Basalmembran der übrigen Epithelwand des Auges fort; auch hierauf verweist Lenhossék.

Auch jene Erscheinungen sind nicht uninteressant, die bei der Anhäufung des Pigments im Auge vorgehen. Die ersten Spuren desselben erscheinen im oberflächlichsten Theile der Stäbchenschicht, und nun werden im lebenden Embryo die Augen blassgelblich;

in Alcohol schwindet diese Färbung, und auf den Schnitten lassen sich diese Pigmentspuren fast nicht mehr constatiren, selbst wenn man mit bloßem Auge ihr Erscheinen leicht beobachten kann. Mit der weiteren Anhäufung des Pigments wird das Auge gelblich bis orangefarben; wegen der Form der hinteren Augenwand, wo es sich ablagert, wird die Pigmentschicht kelchförmig. Später wird dieser Kelch intensiv carminroth, erst ganz zuletzt erscheint die Augenhöhle schwarz; zugleich nimmt die Augenhülle, da sich in ihr die Argentea bildet, einen starken Metallglanz an.

Eine ganz ähnliche Reihenfolge in der Entwicklung der Färbung findet bei der Bildung der Chromatophoren statt. Diese sind anfänglich hellgelbe Flecke, die auch bei der größten Contraction gelb bleiben; später werden sie orange und erscheinen bei der Contraction schon roth. Die weitere Pigmentanhäufung giebt ihnen die Fähigkeit, gedehnt rosa-roth oder roth zu sein, contrahirt dagegen zu einem schwarzen Punkt zusammenzufließen. Dies gilt auch von denen der erwachsenen Thiere.

Diese Veränderungen in der Färbung der Netzhaut der Cephalopoden bei ihrer Entwicklung liefern eine interessante Parallele zu dem, was Simroth Über die einfachen Farben im Thierreich. in: Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896 vor Kurzem über die Entwicklung des Augenpigments im Thierreiche überhaupt ausgesprochen hat. Er sagt nämlich: »dass außer dem Schwarz im Auge sehr vielfach noch Pigmente verbreitet sind, welche der linken Hälfte des Spectrum entsprechen, so zwar, dass Roth die allgemeinste Grundfarbe darstellt, an die sich als selbständiger oder abgeleiteter Stoff Gelb und am seltensten Grün anschließt. Das entspricht aber, wenigstens in Bezug auf die Grundfarbe, von der sich Alles ableitet, durchaus den Befunden im Thierreich, rothe Augen sind die einzigen, die sich, streng genommen, außer schwarzen finden. . . . Wie viele einzellige Flagellaten, Euglenen, Schwärmsporen von Algen, ihren rothen Augenfleck haben, so kann man recht wohl Räderthiere mit eben so gefärbten, wenn auch vielzelligen Augenflecken noch ohne brechende Medien ihnen an die Seite stellen. Wo aber unter irgend welchem Einfluss das Pigment im ganzen Körper mehr und mehr schwindet, da hält schließlich oft nur noch das Auge ein rothes Pigment fest. Wenn Strudelwürmer aus der Littoralzone, wo sie dunkle Augen haben, in tiefere und damit dunkle Wasserschichten hinabsteigen, dann werden die Augen roth. . . . Die Alciopiden, sie sind glashell geworden wie das Oceanwasser, aber ihre sehr großen Augen sind grellroth« (p. 37). Für die Turbellarien citirt S. die Angabe von Graff (Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida pag. 115): »Die Farbe des Augenpigmentes ist zumeist schwarz, findet sich aber auch in allen Schattirungen von Gelbbraun und Rothbraun, und nicht selten als lebhaftestes Carminroth. Interessant erscheint die durch Duplessis beobachtete Thatsache, dass Formen, welche in seichten Gewässern schwarzbraune Augen besitzen, in großen Seetiefen solche von carminrother Farbe erhalten (*Mesostoma Ehrenbergii*).«

So entspricht die Reihe in der Färbung des Auges der Embryonen von

Loligo, *Sepia* und *Sepiola* — Gelb, Orange, Roth, Schwarz — dem allgemeinen Entwicklungsgange des Pigments in den Schwerkzeugen im Thierreiche. Bei den genannten Embryonen hängt jedoch diese Veränderung unzweifelhaft von der Menge des Pigments und seiner allmählichen Anhäufung ab.

VI.

Über Degeneration und Regeneration des Entoderms.

1.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung des Darmes von *Loligo* haben ergeben, dass das Mesenteron sich aus dem Mesoderm entwickelt, und der ganze Darmtractus aus einem ectodermalen und einem mesodermalen Theile besteht. Das Entoderm wird für den Bau der Hülle des Dotterorgans total aufgebraucht, eines Organs, das nur im Embryo existirt und am Aufbau der Organe und Gewebe desselben nicht Theil nimmt. Der ganze Organismus des erwachsenen *Loligo* baut sich demnach ausschließlich aus dem Ecto- und Mesoderm auf; das Entoderm geht bereits in der embryonalen Periode vollkommen zu Grunde.

Ein solcher Schluss wird — obgleich er bei Weitem nicht vereinzelt in der Litteratur dasteht — von den meisten modernen Embryologen ungläubig aufgenommen werden. Indessen haben mich nicht nur die Beobachtungen an *Loligo*, die nicht ohne Vergleich mit anderen Thieren klargelegt werden konnten, sondern auch manche Thatsachen aus der vergleichenden Embryologie zur Überzeugung von der Möglichkeit und Richtigkeit einer solchen Auffassung geführt.

Schon Bobretzky sah vollständig richtig den wahren Bildungsgang des Darmes bei *Loligo*, blieb aber zweifelnd an seiner Erklärung stehen. Indem er die Zusammensetzung der Keimscheibe nach der Furchung erörtert, unterscheidet er darin 1) das Ectoderm oder äußere Blatt, 2) eine Zellenschicht der Dotterhaut, der er nicht die Bedeutung eines Keimblattes zuschreibt, und 3) »nur in der oberen Hälfte des Eies, zwischen dem oberen Keimblatt und der zelligen Dotterhaut, eine mehr oder weniger dicke Schicht ovaler Zellen, die ihrer Bedeutung und Rolle nach dem mittleren Keimblatte entsprechen« (pag. 12).

Ferner sagt er bei der Beschreibung des Mitteldarmes: »die Anlage des Mitteldarmes oder die primäre Darmhöhle bildet sich dadurch, dass die Masse des mittleren Blattes an dieser Stelle sich

von der Dotterhaut abhebt und über dieselbe wölbt. Die die primäre Darmhöhle unmittelbar begrenzenden ovalen Zellen des mittleren Blattes beginnen sich in eine Schicht zu ordnen ... und nehmen allmählich den Charakter eines Cylinderepithels an« (pag. 20). Weiter lesen wir: »Am sonderbarsten scheint mir an der Bildung des Mitteldarmes die sehr späte Differenzirung des Darmdrüsenblattes zu sein, wodurch die primäre Darmhöhle bei ihrem Auftreten direct von dem mittleren Keimblatte begrenzt erscheint, dessen innerste Schicht allmählich den Charakter eines Cylinderepithels annimmt und sich zum Darmdrüsenblatt differenzirt« (p. 21). Endlich: »Wir kommen zu dem Schlusse, dass die Epithelwand des Darmes oder das Darmdrüsenblatt als eine vom zweiten Keimblatte sich absondernde Schicht anzusehen ist. Dieser Schluss erhält eine vollständige Stütze in der Beobachtung, dass das Darmdrüsenblatt sich nur allmählich, während seine Zellen cylindrisch werden, immer klarer und schärfer von der Masse des mittleren Blattes abhebt« (pag. 22).

Demnach ist es klar, dass sich für Bobretzky die Anlage des Mitteldarmes auf Kosten von Zellen des »mittleren Blattes« oder des Mesoderms bildet; die Zellen dieser Anlage aber, die sich erst allmählich von den anderen differenziren, hält er für ein »Darmdrüsenblatt«, das sich erst spät vom mittleren Blatte sondert, d. h. für Entoderm, das aus dem Mesoderm entsteht. Folglich zieht er einen umgekehrten Schluss: er verfolgt nicht das Schicksal des Entoderms und die Bildung des Darmes aus demselben, sondern hält das, woraus der Darm sich bildet, für Entoderm. Augenscheinlich ließ ihn der damalige Zustand embryologischer Kenntnisse so handeln und die dogmatische Lehre von den Keimblättern, nach welcher eine nicht entodermale Bildung des Darmes unmöglich schien.

Aber auch jetzt wiederholen in der Entodermfrage viele Forscher denselben Rückschluss, indem sie behaupten, dass das, woraus sich der Darm oder das eigentliche Mesenteron entwickelt, das Entoderm sei, unabhängig von der Art seiner Entstehung. Mir scheint ein solcher Gesichtspunkt und eine solche Erklärungsweise der Keimblätterlehre vollkommen fehlerhaft zu sein. In allen typischen Fällen verstehen wir unter Keimblättern die verschiedenartigen Zellencomplexe, die sich im Embryo nach oder sogar schon während der Furchung differenziren. Folglich müssen wir auch in anomalen und besonders verwickelten Fällen die Elemente des entsprechenden Keimblattes in denselben Stadien suchen und nicht willkürlich als irgend ein Keimblatt Zellencomplexe bezeichnen, die sich erst viel

später differenziren. Der Begriff der Keimblätter ist vor Allem ein morphologischer, kein physiologischer.

In letzter Zeit ist als energischer Verfechter des rein physiologischen Standpunktes in der Keimblätterfrage Braem (Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. 15. Bd. 1895) hervorgetreten. Er sagt pag. 421: »Der Begriff Keimblatt ist gar kein morphologischer, sondern ein physiologischer Begriff. Keimblätter sind Organbildner. . . . Eine Schicht ist nicht desshalb Entoderm, weil sie das innere Blatt einer Gastrula ist, sondern sie ist Entoderm, weil sie den Darm bildet, weil sie die physiologischen Charaktere des Darmblattes entweder bereits besitzt oder doch im Laufe der ferneren Entwicklung annimmt.« Eine solche Definition kann absolut nicht angenommen werden. Der Autor selbst erklärt weiterhin, dass an der Bildung des Darmes bei einigen Thieren das Entoderm sowohl, als auch das Ectoderm sich betheiligt, aber der ectodermale Theil diene nur zur Nahrungszufuhr und habe mit der Verdauung nichts zu thun. Dies ist falsch. Bei den Cephalopoden kann man ungewöhnlich klar das aus einer Ectodermeinstülpung gebildete Stomodäum vom übrigen Darm unterscheiden, der ento- (oder meso-?) dermaler Herkunft ist. Aber aus derselben Einstülpung des Ectoderms bilden sich auch die Speicheldrüsen, also Organe, die zweifellos der Verdauung dienen. Bei allen Arthropoden bildet sich der Vorder- und Hinterdarm als Ectodermeinstülpung — darüber giebt es keinen Streit, darin kommen Alle überein. Aber diese ectodermalen Theile des Darmes dienen durchaus nicht nur zur Fortbewegung der Nahrung. Aus dem Stomodäum entstehen auch die Speicheldrüsen. Der Enddarm spielt zweifellos eine physiologische Rolle, da er aller Wahrscheinlichkeit nach zur Resorption der Nahrung dient.

Endlich übernehmen in einigen Fällen die Zellen des Ectoderms die Ernährung des Embryos: so die Zellen des Mantels bei den Larven von *Anodonta*, so die Zellen der Chorionzotten bei den Säugethieren. Müssen wir in Folge dessen auch diese Zellen sogleich als Entoderm ansehen?

Übrigens, wenn wir uns selbst auf den Standpunkt Braem's stellen wollten, so würde die Entodermfrage bei den Cephalopoden nur auf einen anderen Boden übertragen werden, dabei aber eine Anomalie sein und bleiben. Lassen wir die Mitteldarmanlage bei *Loligo* »Entoderm« sein: alsdann würde dieses Entoderm, wie wir unten sehen werden, seiner Entwicklung und Abstammung nach etwas Anderes sein als das Entoderm, das als Darmanlage bei den Gastropoden (*Nassa*) auftritt. Beide Mitteldarmanlagen, bei *Nassa* und *Loligo*, wären nicht homolog; die Elemente des Embryos von *Loligo* aber, die ihrer Lage und Entwicklung nach dem Entoderm von *Nassa* entsprächen, wären bei *Loligo* kein Entoderm.

Gewiss ist es im Allgemeinen richtig, dass bei den allermeisten Thieren die Keimblätter (Ecto- und Entoderm) als Anlagen ganz bestimmter Organgruppen auftreten. Dies ist aber ein Schluss aus unvollständiger Induction, der nicht in allen Fällen den umgekehrten Schluss zu ziehen erlaubt. Typisch entwickelt sich der Darm, oder ein Theil davon, aus dem Entoderm; dies aber schließt nicht aus, dass er sich auch auf andere Weise entwickeln könnte, unabhängig von der Bildung der Keimblätter. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, dass wir den Keimblättern weder eine tiefe phylogenetische Bedeutung, noch eine frühe physiologische Differenzirung zuschreiben dürfen; die Bildung der Keimblätter ist eine Erscheinung der Mechanik der Entwicklung.

sie ist die bequemste und verbreitetste Methode der Entwicklung des Organismus. Aber bei irgend welcher Schwierigkeit kann der Organismus leicht sein Ziel auch auf andere Weise erreichen, indem er bei der Entwicklung seiner Organe von der Norm abweicht. Weiter unten werden wir eine Reihe von Beispielen dieser Art sehen.

Um die Richtigkeit meiner Anschauung vom Schicksal des Entoderms und der Entwicklung des Mitteldarmes bei *Loligo* zu prüfen, müssen wir zwei Fragen näher betrachten:

1) wird überhaupt in der Embryogenese der Thiere eine Degeneration des Entoderms beobachtet, und dürfen wir eine vollständige Degeneration dieses Blattes annehmen?

2) ist die Bildung irgend eines Organs — im gegebenen Falle des Darmes — auch aus einem anderen Blatte oder überhaupt aus anderen embryonalen Elementen möglich, als aus denen es sich typisch entwickelt?

Die Embryologie lehrt uns viele Thatsachen kennen, die diese Fragen bejahend beantworten. Beginnen wir mit der ersten Frage.

2.

Fangen wir mit den Coelenteraten als einer der untersten Gruppen des Thierreichs an. Bei *Sympodium coralloides*, einem Alcyonar, theilt sich nach Kowalevsky & Marion der Embryo nach der Furchung in eine äußere Schicht ectodermaler Zellen und in eine compacte Masse innerer Zellen, die reich an Dotter sind, und das Entoderm bilden. Darauf ordnen sich die äußeren Zellen des Entoderms, die dem Ectoderm anliegen, gleich letzterem zu einem Epithel an, die centralen Zellen hingegen verlieren ihre Contouren, werden vacuolär und gehen mit ihren Kernen zu Grunde, indem sie eine Nährmasse bilden, die von den epithelialen Zellen des Entoderms verbraucht wird. »La partie centrale s'est donc dédoublée en un feuillet endodermique et un vitellus nutritif de réserve.« Dieser vitellus nutritif aber ist seiner Entstehung nach nur ein Theil des Entoderms. Wir sehen bei *Sympodium* zum 1. Male in klar ausgeprägter Form den Process, den wir weiter in einzelnen Fällen auf allen Stufen des Thierreichs beobachten können: eine Theilung der zuerst gemeinsamen Entodermanlage in 2 Zellengruppen, von denen die eine, deren Zellen zum Epithel werden, für die Bildung der Auskleidung der endgültigen Verdauungsorgane dient, die andere aber, die aus dotterreichen Zellen besteht, zur Ernährung des

Embryos verwendet wird und dabei zu Grunde geht, ohne sich an der Bildung der Organe und Gewebe zu betheiligen.

So kommt es also im Embryo von *Sympodium* zur Zerstörung eines bedeutenden Theiles des Entoderms. Diese wird durch die Nährfunctionen seiner Zellen hervorgerufen: aller Wahrscheinlichkeit nach verarbeiten sie den Nährdotter, der in ihnen liegt, und führen ihn in einen Zustand über, wo er leichter von den übrigen Zellen des Embryos aufgenommen werden kann. Sie entsprechen wie ihrer Bedeutung nach den Entodermzellen, so auch functionell den Dotterzellen der übrigen Metazoen, die sich bei der Entwicklung des dotterreichen Eies bilden.

Ein ähnlicher Vorgang findet nach Wilson auch bei anderen Anthozoen (*Renilla* und *Manicina*) statt.

Unter den Würmern liefern uns die Polycladen entsprechende Beispiele. Bei *Discocelis tigrina*, deren Entwicklung Lang untersuchte, bleiben nach der Differenzirung der Ectoderm- und Mesodermzellen 4 große Blastomeren übrig, die das Entoderm darstellen (Textfigur 4). Von diesen sondern sich oben und unten je 4 kleinere Zellen ab; nur diese bilden die Grundlage der endgültigen entodermalen Auskleidung des Darmes. Die inneren Theile der entodermalen Blastomeren hingegen, die als 4 große, dotterreiche Zellen zurückbleiben, zerfallen einfach und dienen als Nährmaterial. Auch hier haben wir dieselbe Erscheinung: das ursprüngliche Entoderm (4 große Blastomeren) zerfällt in zwei Theile: der eine dient zum weiteren Ausbau der entodermalen Organe, der andere beginnt sogleich zu functioniren, ernährt den Embryo und wird dabei zerstört.

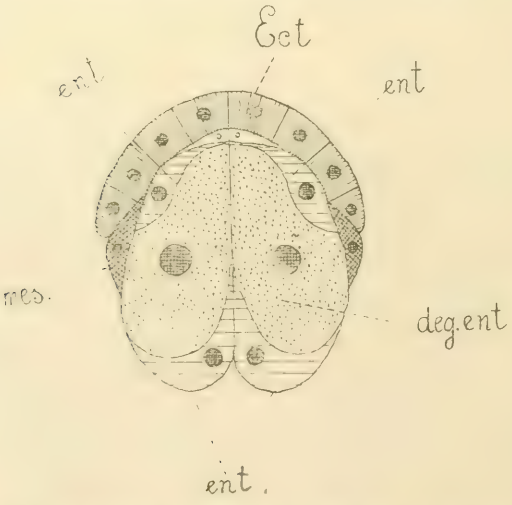


Fig. 4. *Discocelis tigrina*, nach Lang. *Ect.* Ectoderm, *ent.* Entoderm, *mes.* Mesoderm, *deg.ent.* degenerirende Entodermzellen.

Einen ganz ähnlichen, man könnte sagen im Wesentlichen identischen Vorgang zeigt unter den Mollusken *Nassa mutabilis*. Ihre Entwicklung ist von Bobretzky (1 untersucht worden, und obgleich seine Beschreibung in einigen Einzelheiten nicht dem heutigen Stande unserer Kenntnisse entspricht, so ist es dennoch nicht schwer, sich einen klaren Begriff von der Furchung und der Bildung der Keimblätter zu machen. Hier zerfällt das Ei von Anfang an in 4 ungleiche Blastomeren, von denen sich an einem Eipole ununterbrochen viele kleine Zellen abschnüren, die sich ihrerseits theilen, das Ei bis zur Hälfte umwachsen und Ectoderm und Mesoderm bilden; die Reste der ursprünglichen Blastomeren hingegen werden, wie bei *Discocelis*, zu den 4 entodermalen Makromeren. Später sondern diese noch einige große Zellen ab, die zum definitiven Entoderm des Embryos werden, während die Überbleibsel zerfallen (Fig. 5). Also eine vollständige Analogie mit *Discocelis*.

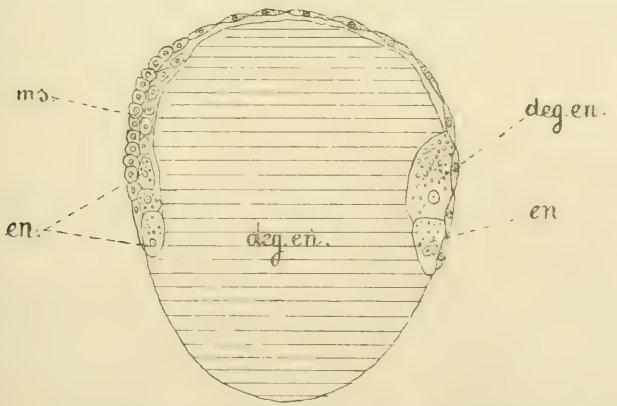


Fig. 5. *Nassa mutabilis*, nach Bobretzky. *ms* Mesoderm, *en* Entoderm. *deg.ent.* degenerirender Theil des Entoderms.

Bei den Arthropoden, deren Eier gewöhnlich reich an Nahrungsdotter sind, wobei für dessen Assimilation oft besondere Dotterzellen dienen, findet man nicht wenige Beispiele ähnlicher Erscheinungen bei der Bildung des Entoderms.

Bei *Scorpio* trennen sich nach Brauer von der Keimscheibe, wenn sie noch als einfache Zellschicht auf der Oberfläche des Eies liegt, zuerst Zellen ab, die sich dem Dotter auflagern und ihn zu assimiliren beginnen; dies sind die Dotterzellen. Darauf sondert sich vom Blastoderm noch eine Zellenreihe ab und legt sich dem Dotter an, das Entoderm. Es ist kaum zu bezweifeln, dass wir

auch die Dotterzellen dem Entoderm zuzählen müssen und in der Entwicklung des letzteren 2 Perioden zu unterscheiden haben: zuerst bildet sich ein Theil des Entoderms, der sogleich functionirt und den Embryo ernährt — nennen wir ihn Dotterentoderm; darauf tritt das definitive oder Bildungsentoderm auf. Die Dotterzellen dringen bei *Scorpio* nicht in den Dotter, sondern lagern sich dicht an das Entoderm, so dass dieses auf vielen Schnitten gleichsam aus 2 Schichten besteht: der inneren Schicht functionirender Zellen des Dotterentoderms und der äußeren kleinzelligen Ersatzschicht, dem Bildungsentoderm (Fig. 6).

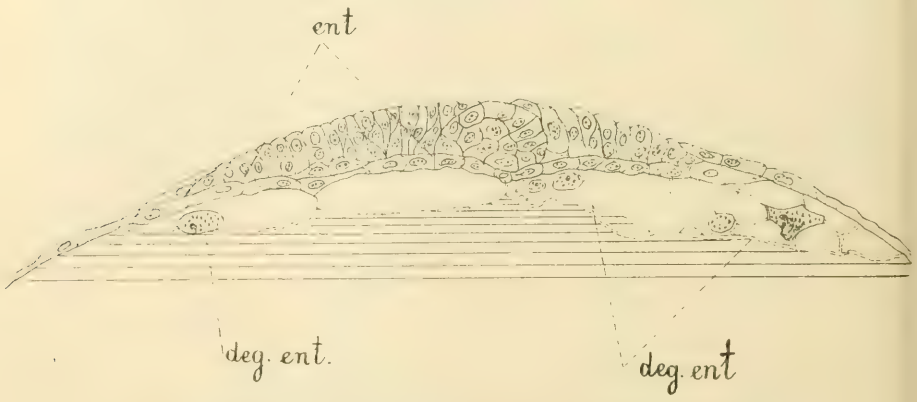


Fig. 6. Schnitt durch den Embryo von *Scorpio*, nach Brauer. *ent.* definitives Entoderm, *deg.ent.* degenerirendes Entoderm.

Die Eigenthümlichkeit in der Entodermentwicklung des Scorpions beruht darin, dass sich relativ wenige Dotterzellen bilden und früh degeneriren. Später beginnen die Zellen des Bildungsentoderms schon selbst den Dotter zu assimiliren: sie nehmen an Umfang zu und füllen sich mit Vacuolen, in denen der von ihnen verschlungene Dotter liegt. Man könnte sagen, dass hier eine unvollständige Arbeitstheilung zwischen dem Dotterentoderm und dem Bildungsentoderm vor sich geht wie es augenscheinlich auch bei *Sympodium* geschieht, oder ein vorzeitiges Functioniren des Bildungsentoderms. Es ist sehr möglich, dass sich dabei Degeneration und Regeneration wiederholen, obgleich bei Brauer kein Hinweis darauf zu finden ist.

Analog müssen wir wohl auch die Entwicklung des Entoderms bei *Astacus* erklären, nach den Beschreibungen und Zeichnungen Reichenbach's zu urtheilen. Hier entsteht das Entoderm durch Einstülpung des Blastoderms zu einer typischen Gastrula. Viele von den Entodermzellen nehmen den Dotter in sich auf und erreichen

einen großen Umfang (Dotterpyramiden). Die anderen hingegen bilden eine epitheliale Platte, die dem Enddarm anliegt und zur Leber wird, zu deren Bildung hier ein großer Theil des Entoderms verbraucht wird, da der eigentliche Mitteldarm nur schwach entwickelt ist. Auch hier sehen wir folglich eine Theilung des Entoderms in zwei Anlagen: eine Dotteranlage, die den Dotter assimilirt, und eine Bildungsanlage, die mit der Ernährung des Embryos nichts zu thun hat, sondern die entodermalen Organe des Krebses liefert (Fig. 7 u. 8).

Fig. 7. *Astacus* nach Reichenbach. Bildung des Entoderms durch Einstülpung.

Freilich sagt Reichenbach nichts von der Degeneration der entodermalen Zellen, die den Dotter verdauen; aus seinen Beobachtungen aber ergiebt sich wohl unzweifelhaft, dass diese Degeneration vor sich gehen muss. Von den Kernen dieser Zellen erwähnt er die »abnorme Größe« und die »abenteuerlichen Formen« — Eigenthümlichkeiten, die auf Degeneration hinweisen. Auf seinen Zeichnungen (z. B. 168, 170, 171) kann man sehen, wie die epitheliale Entoderm-

schicht die dotterhaltigen Zellen verdrängt und umwächst, wobei diese zweifellos zerstört werden.

Die beschriebene epitheliale Entodermplatte bildet die hinteren Leberlappen; zur Bildung der übrigen Theile der Leber dienen nach Reichenbach kleine epitheliale Platten in den entsprechenden Theilen des Entodermsackes. Reichenbach lässt diese Platten durch Abspaltung von den ursprünglichen dotterhaltigen Entodermzellen entstehen; doch könnte man eher annehmen, dass auch sie gleich den oben beschriebenen als Gruppen entodermaler Zellen auftreten, die

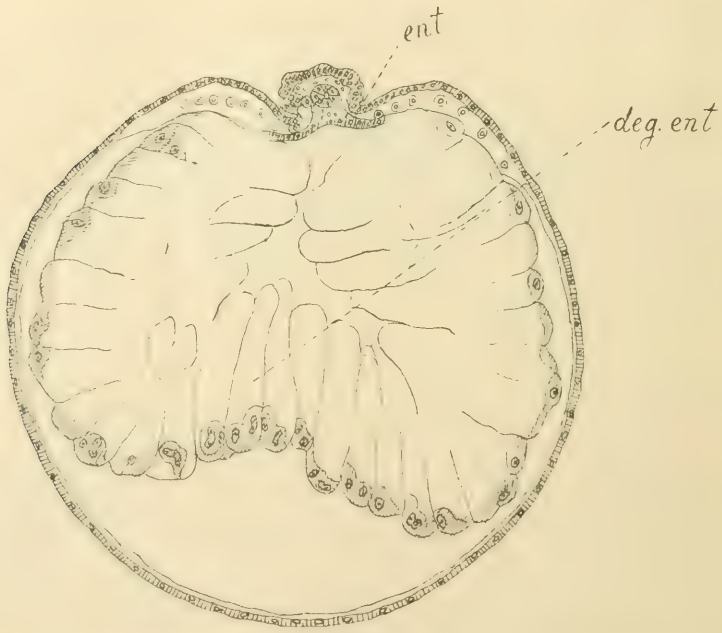


Fig. 8. *Astacus* nach Reichenbach. Das Entoderm zerfällt in das Dotterentoderm (*deg.ent.*) und das definitive Entoderm (*ent.*).

nicht an der Dotterverdauung Theil genommen, sondern ihre Kräfte bewahrt haben und im fertigen Thiere die durch ihre Thätigkeit im Embryo erschöpften dotterhaltigen Entodermzellen ersetzen.

Die Entwicklung des Mitteldarmes bei *Astacus* würde in der Fassung, die ich den Beobachtungen Reichenbach's gebe, eine sehr große Ähnlichkeit mit der Metamorphose des Darmes bei Insectenlarven haben: die entodermale Epithelscheibe beim Flusskrebse ist den aus kleinen Embryonalzellen bestehenden Imaginalscheiben

analog, auf deren Kosten sich das zerstörte Darmepithel bei der Metamorphose der Fliegenlarven regenerirt.

Bei *Mysis* muss, nach den letzten Beobachtungen Wagner's zu urtheilen, auch eine Epithelanlage des Entoderms existiren im Gegensatz zu dem Theile, der den Dotter aufzehrt.

Bei den Insecten kann man in einigen Fällen gleichfalls ähnliche Bilder in der Entwicklung des Darmes erkennen, obgleich bei ihnen in der letzten Zeit die ectodermale Herkunft (Heymons) des ganzen Darmes behauptet wird. Bekanntlich entsteht hier das endgültige Epithel des Mitteldarmes aus zwei Anlagen, die dem Vorder- und Hinterdarm anliegen und einander entgegenwachsen. Bei *Gryllotalpa* zerfällt der Dotter unter der Einwirkung der darin enthaltenen Zellen (Kerne in Pyramiden, die riesige Zellen sind und die primäre Auskleidung des Mitteldarmes bilden. Letzterer liegen vom Stomodäum und Proctodäum Platten aus kleinen Zellen an; später degeneriren die entodermalen Dotterzellen, während die epithelialen Platten zum endgültigen Epithel des Darmes auswachsen. Somit müsste die Entwicklung des Darmes von *Gryllotalpa* bedeutende Analogien mit der bei *Astacus* aufweisen; in beiden Fällen könnte man einen embryonalen und einen endgültigen (einen Dotter- und einen Epitheltheil) des Entoderms unterscheiden, wenn, wie erwähnt, nicht einige Forscher, besonders aber Heymons, bei Insecten, darunter auch bei *Gryllotalpa*, die ectodermale Herkunft der genannten Epithelanlage energisch vertheidigten.

Korotneff, dessen Arbeit über die Entwicklung von *Gryllotalpa* früher (1885) als die Untersuchung Kowalewsky's über die Entwicklung des Darmes bei der Fliege (Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. in: Biol. Centralbl. 6. Bd. 1886) erschien, hat die epitheliale Anlage des Mitteldarmes zwar richtig gesehen und abgebildet (Fig. 67 u. 66) als Platte, die dem Stomodäum anliegt, ihre wahre Bedeutung aber nicht erkannt. Er beschreibt die Anlagen als provisorische »blattförmige Bildungen« und lässt sie schon im Embryo verschwinden, und das Epithel des Mitteldarmes einen anderen Ursprung (von den Blutkörperchen) haben. Graber (Vergleich. Studien am Keimstreifen d. Insecten. in: Denkschr. Acad. Wien. 57. Bd. 1890) beschreibt zwei wahre Anlagen des Mitteldarmepithels, die dem Stomo- und Proctodäum anliegen, und lässt sie vom Ectoderm abstammen; Fig. 148 seiner Arbeit entspricht vollkommen den Zeichnungen Korotneff's. Er erwähnt aber nicht, dass die Anlagen des Mitteldarmepithels von Korotneff als »blattförmige Anhänge« falsch aufgefasst und beschrieben worden sind. In einer Mittheilung, die ich März 1894 in der Sitzung der Petersburger Naturforscher-Gesellschaft machte, die aber ungedruckt blieb, wies ich bei Besprechung der Beobachtungen Korotneff's darauf hin, dass seine »blattförmigen Bildungen« die Anlage des Mitteldarmepithels sind; Graber's Arbeit war mir damals nicht bekannt. Im Sommer desselben Jahres hat Korotneff selbst in einer kleinen Notiz (Zur

Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. in: Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894 seinen Fehler eingesehen und in jenen Gebilden, die er nun auch am Proctodäum auffand, einen Bildungsherd des Mitteldarmepithels erkannt; dies wurde dann durch eigene Untersuchungen von Heymons bestätigt, der aber von dieser Anlage, wie auch in den anderen von ihm untersuchten Fällen, mit Graber eine ectodermale Herkunft behauptet. Auch Korotneff hält sie für directe Auswüchse des Vorder- und Enddarmes, d. h. für Derivate des Ectoderms.

3.

Erscheinungen, die dem beschriebenen Ersatze von Anlagen bei der Entwicklung des Entoderms wesentlich ähnlich sind, finden wir auch bei der Entwicklung anderer Organe. Eins der eigenthümlichsten Beispiele dieser Art bildet die Entwicklung der Zähne bei den Säugethieren. Beim Menschen z. B. tritt die Anlage des ganzen Zahnsystems schon im 2. Monate des embryonalen Lebens als Zahnleiste auf. Diese bildet die Anlage der 20 Milchzähne; darauf entsteht im Beginne des 5. Monats hinter jedem Milchzahne aus derselben Zahnleiste die Anlage des definitiven Zahnes. Beiderlei Zähne entstehen folglich aus einer anfänglich gemeinsamen Anlage. Während die Milchzähne sich entwickeln und fungiren, bleiben die Anlagen der definitiven Zähne bekanntlich 6—12 Jahre lang latent. Auch hier sehen wir folglich eine anfänglich gemeinsame embryonale Anlage in Theile zerfallen, die einander zeitlich ersetzen; die eine entwickelt sich und fungirt, die andere bleibt ruhen und ersetzt die erste, wenn deren Thätigkeit zu Ende geht. Vergleicht man die Entwicklung der Zähne mit der des Entoderms bei den Polycladen, *Nassa* etc., so kann man sagen, dass die großen Entodermzellen, die voll Dotter und schon im Embryo thätig sind, nachher aber in dieser Function durch andere Entodermzellen abgelöst werden, gleichsam ein »Milchentoderm« des Embryos darstellen.

Ein ähnliches Beispiel bilden ferner die Rückenanhänge (die sogenannten Cerata) von *Aeolis*: sie fallen leicht ab, da sie eine bedeutende autotomiale Fähigkeit besitzen; neben den vollständig entwickelten Cerata liegen ihre Anlagen in verschiedenen Stadien und ersetzen die durch Autotomie verlorenen allmählich, ganz wie bei den Wirbelthieren die Zähne (Davenport).

Die Imaginalscheiben, die zur Regeneration des Haut- und Darmepithels bei der Metamorphose der Dipteren dienen, sind augenscheinlich gleichfalls undifferenzirte Überbleibsel der ursprünglichen ectodermalen Deckschicht resp. der Darmanlage, latente Keime, lange

unentwickelt bleibende Theile der ursprünglichen embryonalen Anlagen, die nachher die aufgebrauchten Organe der gleichen Herkunft ersetzen.

Die Haufen kleiner Zellen, die bei verschiedenen Insecten zwischen dem Mitteldarmepithel zerstreut sind und als Regenerationsherde angesehen werden, sind gleichsam chronisch thätige Imaginalscheiben.

Der Mikronucleus der Infusorien, auf dessen Rechnung hin sich bei der Conjugation der Makronucleus regenerirt, ist gleichfalls eine ruhende Anlage des Kernes; auch hier kann man sagen, dass eine gemeinsame Anlage (der nach der Conjugation gebildete Kern) in Anlagen zerfällt, die einander zeitlich ersetzen (Makro- und Mikronucleus). Ähnliche Beispiele ließen sich wahrscheinlich viele auffinden, wenn man speciell in dieser Hinsicht die embryologische Litteratur durchsuchte. Die angeführten genügen aber, um auf die Analogie zwischen dem Ersatz der Anlagen, der z. B. beim Wechsel der Zähne auftritt, und dem oben angeführten Zerfall des Entoderms in zwei Anlagen — eine embryonale und eine definitive — hinzuweisen.

Die obigen Thatsachen aus der vergleichenden Embryologie können als Illustrationen und Argumente für die Cohnheimsche Theorie der Geschwülste dienen. Bei der Entwicklung der verschiedensten Organe finden wir die Existenz »ruhender Anlagen« als Gruppen embryonaler Zellen, die lange unactiv bleiben, dann aber zu bestimmter Zeit sich weiter entwickeln und zur Neubildung des Organs führen. Wenn wir uns eine anomale Menge solcher embryonaler Anlagen oder ihre anomale Lagerung vorstellen, so müssten sie bei ihrer Entwicklung zu monströsen Neubildungen führen. Durch solche Anlagen eben wird nach Cohnheim die Bildung von Geschwülsten hervorgerufen. Eine Geschwulst ist nach ihm eine atypische Neubildung von Gewebe, durch embryonale Anlagen hervorgerufen. Roux fand bei der Entwicklung der Eier von *Rana* zwischen den Zellen der Keimblätter noch undifferenzirte embryonale Zellen voll Nahrungsdotter und weist auf die Analogie solcher bei der Entwicklung unverändert bleibender Zellen mit den hypothetischen embryonalen Anlagen von Geschwülsten nach Cohnheim hin. (Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888.) Ähnliche Zellen lassen sich auch bei der Entwicklung der Selachier beobachten (Ziegler).

4.

Vialleton (pag. 66 f.) hat ganz richtige Hinweise auf die Ähnlichkeit zwischen der partiellen Furchung bei Cephalopoden und der totalen inäqualen Furchung bei *Nassa* gemacht. Die Segmente der Keimscheibe von *Sepia* entsprechen den Blastomeren von *Nassa*.

Wie von letzteren an einem Eipole sich Mikromeren abspalten, so sondern auch die Segmente von *Sepia* an ihrer inneren schmäleren Seite nach einander viele Embryonalzellen ab. Bei *Nassa* bilden die Überbleibsel der primären Blastomeren die entodermalen Makromeren; bei den Cephalopoden liegen nach der Furchung an der Peripherie der Keimscheibe die Reste der primären Segmente als breite, große Zellen, die an ihrem äußeren Ende mit der dünnen Plasmaschicht des übrigen, nicht gefurchten Theiles des Eies zusammenfließen. Diese Reste der primären Segmente, denen Vialleton den Namen Blastoconen gab, entsprechen zweifellos den entodermalen Makromeren von *Nassa*.

Hier aber beginnen die Unterschiede. Erstens liefern die Blastomeren von *Nassa* sowohl ectodermale als auch mesodermale Elemente. Bei *Sepia* und *Loligo* bilden alle von den inneren Enden der Furchungssegmente abgeschiedenen Zellen, die eine Schicht bilden, das Ectoderm des Embryos. Das Mesoderm bildet sich nicht von den Furchungssegmenten, wie bei *Nassa*, sondern erst durch secundäre Theilung der ectodermalen Zellen, wodurch eine Verdickung am Rande der Keimscheibe entsteht. Die 2. Zellenschicht, die sich hierbei bildet und unter den ectodermalen Zellen liegt, ist das Mesoderm.

Zweitens — und dies ist besonders wichtig — sondert sich bei *Nassa* von den 4 ersten Blastomeren nach der Bildung des Ecto- und Mesoderms noch die Anlage der endgültigen Entodermzellen ab, und erst noch später degeneriren ihre Reste. Bei den Cephalopoden geschieht dies nicht: die Blastoconen, d. h. die an der Peripherie der Keimscheibe übrig gebliebenen Theile der primären Segmente, bilden nicht das definitive Entoderm. Auch bei den Cephalopoden, wie bei *Nassa*, sondern sich von den entodermalen Makromeren (Blastoconen) kleinere Zellen ab. Vialleton hat richtig auf die Ähnlichkeit zwischen beiden Embryonen hingewiesen: von *Nassa* bei der Bildung der definitiven Entodermzellen, und der Cephalopoden, wenn die Epibolie beginnt, d. h. wenn der Rand der Keimscheibe das Ei umwächst und dabei die aus den Blastoconen gebildeten großen peripheren Zellen bedeckt (vgl. Taf. 6 Fig. 6—10 und oben pag. 189 Figur 5). Aber bei *Nassa* dienen die Zellen des definitiven Entoderms zur Bildung des Darmes; bei den Cephalopoden geht aus den Derivaten der Blastoconen die Hülle des Dotterorgans hervor, eines provisorischen Organs, das nur im Embryo existirt und keinen Antheil an dem Aufbau seiner Organe nimmt.

Folglich degeneriren bei den Cephalopoden die Elemente, die den entodermalen Makromeren von *Nassa* entsprechen, völlig und bilden nicht die Anlage des definitiven Entoderms.

Vialleton hat richtig in der Dottermembran der Cephalopoden das Entoderm des Embryos erkannt; den Zellen aber, aus denen sich das Epithel des Mitteldarmes bildet, schreibt er, wie auch Bobretzky, indem er auf dem physiologischen Standpunkte steht, gleichfalls die Bedeutung des definitiven Entoderms zu. Er hätte sehr gern den Zusammenhang dieser Zellen mit denen der Dottermembran festgestellt, bekennt aber aufrichtig, dass er sich nicht davon überzeugen konnte. Auch Korschelt versuchte diesen Zusammenhang zu constatiren, aber, wie wir oben gesehen haben, erfolglos.

Die Anlage des Mitteldarmes hat bei *Loligo* keine Beziehungen zu den Zellen der Dottermembran oder zu den Blastoconen des Embryos überhaupt. Sie bildet sich zu bestimmter, sehr später Zeit durch Differenzirung einiger Zellen aus der Schicht, die aus ectodermalen Zellen entstanden ist und zweifellos das Mesoderm liefert.

Bei *Nassa* zerfallen die zu Ende der Furchung übrig gebliebenen Makromeren in 2 Theile: in definitive Entodermzellen und in einen zu Grunde gehenden Rest. Bei den Cephalopoden trennen sich von den entsprechenden Blastoconen keine Entodermzellen ab, und die davon abstammenden Zellen gehen alle im Embryo zu Grunde. Bei *Nassa* degenerirt das Entoderm (wie bei *Sympodium*, *Discocelis* u. a. nur zum Theil, bei den Cephalopoden ganz.

Die Zellen, die bei *Loligo* die Anlage des Mitteldarmes bilden, kann man nur dann für Entoderm halten, wenn man auf dem physiologischen Standpunkte steht, d. h. wenn man die Keimblätter ihrer Function, ihren Derivaten nach bestimmt und eben das, woraus sich das Mesenteron bildet, für Entoderm erklärt. Wenn man aber die Keimblätter als einen morphologischen Begriff auffasst, im Entoderm ein bestimmtes Resultat der Eifurchung sieht und die Frage nach seiner Function nicht vorher bestimmt, so ist die Anlage kein Entoderm, und der Mitteldarm der Cephalopoden mit allen seinen Derivaten ist zweifellos mesodermaler Herkunft.

Man kann aber diese Frage auch anders auffassen, und vielleicht richtiger: bei den Cephalopoden degenerirt in Folge der übermäßigen Anhäufung von Nährdotter das Entoderm vollständig, regenerirt sich aber später zur Bildung der entodermalen Organe aus dem Mesoderm.

Damit eine solche Erklärung einige Wahrscheinlichkeit gewinne, muss man wissen, ob überhaupt eine Abweichung vom normalen Typus in der Entwicklung irgend welcher Organe des Embryos möglich ist. Kann ein Organ, das unter typischen Bedingungen sich aus bestimmten Elementen entwickelt, z. B. aus dem gegebenen Keimblatte, wenn irgend eine force majeure diesen normalen Gang hemmt, sich einen anderen Weg bahnen und aus anderen Elementen, aus einem anderen Keimblatte entstehen?

Die Thatsachen der vergleichenden Embryologie, und zwar die Beobachtungen über ungeschlechtliche Fortpflanzung und über Regeneration von Organen bei verschiedenen Thieren, geben uns einiges Material zur Beantwortung dieser Frage.

Seit Lankester weisen die Autoren auf die Ähnlichkeit der Kerne der Dottermembran bei Cephalopoden mit denen des sogenannten Periblastes bei den Fischen hin. Ich unternehme es nicht, eine Analogie zwischen der Furchung und Keimblattbildung bei den Cephalopoden und den Vertebraten durchzuführen; in dieser Hinsicht sind die Beobachtungen — besonders was die Entwicklung der Selachier betrifft — noch zu widerspruchsvoll (es genügt, auf die Meinung hinzuweisen, wonach die Dotterkerne der Selachier die Kerne der überzähligen Spermatozoen sind). Wenn man sich aber an eine der letzten Arbeiten über die Entwicklung des Periblastes bei den Knochenfischen hält Ziegler, die Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen. in: Anat. Anzeiger 12. Bd. 1896), so ist die Ähnlichkeit mit den Cephalopoden vollständig. Diese Kerne des Periblastes bilden sich an der Peripherie der Keimscheibe in Zellen, die vom Blastoderm getrennt sind, aber direct in die allgemeine Plasmaschicht der Eier übergehen, also den Blastoconen der Cephalopoden entsprechen. Später wandern die Elemente der Keimscheibe, indem sie das Ei umwachsen, über die Kerne des Periblastes hin — ganz wie bei den Cephalopoden. Und wie bei den Cephalopoden die peripheren Zellen, die Blastoconen, die nicht vollständig vom Protoplasma der Dotterhälfte des Eies geschieden sind, den dotterreichen Makromeren von *Nassa* entsprechen, so entsprechen bei den Teleostei nach Ziegler, der sich in dieser Hinsicht auf viele andere Autoren stützt, die peripheren Zellen der Keimscheibe, die mit dem Plasma der ungefurchten Eihälfte verschmelzen, den dotterreichen Makromeren der Ganoiden-Eier, die sich total inäqual furchen.

5.

Nachdem die Keimblättertheorie zum allgemein angenommenen Dogma der vergleichenden Embryologie geworden war, herrschte die Meinung, dass auch bei der ungeschlechtlichen Entwicklung (Knospung) sich derselbe Gang wiederholen müsse, wie bei der Entwicklung aus dem Ei; es schien unmöglich, dass ein und dasselbe Organ auf zwei verschiedenen Wegen entstünde, und man hielt es

für nothwendig, dass bei der Knospung beide Keimblätter des mütterlichen Organismus Theil nähmen. Jedoch haben die Untersuchungen der letzten Jahre dieses Dogma erschüttert und lassen glauben, dass in einigen Fällen entsprechende und zweifellos homologe Organe in nahen Thiergruppen oder selbst bei derselben Species sich wirklich auf verschiedenen Wegen und aus verschiedenen Keimblättern bilden können.

Im Allgemeinen betheiligen sich an der Knospung der Cölenteraten beide histologischen Blätter des Mutterorganismus, das Ectoderm und Entoderm. Aber bei den Margeliden *Rathkea octopunctata* und *Lizzia Claparedei*, wo die neuen Medusen aus den Wänden des Magenstieles (Manubriums) sprossen, beobachtete Chun eine interessante Abweichung von dieser Regel. Bei ihnen nämlich hat das Entoderm des Manubriums gar nichts mit der Bildung der Knospe zu thun, sondern diese entsteht ausschließlich durch Proliferation ectodermaler Zellen, die durch die Stützlamelle fortwährend scharf vom Entoderm geschieden sind. In der Knospe bildet sich dann durch Differenzirung ihrer eigenen Zellen das neue Entoderm der jungen Meduse. In diesem Falle also geht das Entoderm der Knospe aus dem Ectoderm des Mutterthieres hervor, es geschieht also eine Art Regeneration des Entoderms. Das Gastrovascularsystem der Knospe bildet sich gleichfalls vollkommen unabhängig von dem der Muttermeduse und ist damit in keiner Weise verbunden.

Dieser sonderbare Fall führte Chun zu dem Schlusse, dass »den Keimblättern weder histologische, noch auch organogenetische Prädispositionen eigen sind«, zu einem Gedanken, den ich vollkommen mit ihm theile.

Die Knospung bei den zusammengesetzten Ascidien hat schon längst die Aufmerksamkeit der Forscher durch die Schwierigkeit, sie mit der Theorie der Keimblätter und der Lehre von ihrer Specificität in Einklang zu bringen, auf sich gelenkt. Wenden wir uns an eine der letzten Arbeiten, nämlich die von Hjort, so sehen wir, dass bei den Botrylliden die Anlage der Knospe aus 2 concentrischen Blasen besteht. Die äußere bildet sich direct aus dem Ectoderm, die innere durch Ausstülpung des parietalen Blattes der Peribranchialhöhle des Mutterthieres. Die äußere wächst und liefert nur die ectodermale Wandung der Knospe; aus der inneren hingegen entstehen alle Organe des neuen Thieres: Darm, Peribranchialsack, Hypophysis, Endostyl und Nervensystem. Da die innere Blase der

Knospe die directe Fortsetzung des Peribranchialsackes des Mutterthieres ist, der letztere aber bekanntlich im Embryo sich aus dem Ectoderm entwickelt, so ist folglich bei *Botryllus* die Knospe mit allen ihren Organen ausschließlich das Product des Ectoderms.

Bei *Polyclinum*, einer anderen zusammengesetzten Ascidie, besteht die Knospe gleichfalls aus einer äußeren und einer inneren Blase; jene bildet sich auch hier aus dem Ectoderm des Mutterthieres; die innere dagegen, die alle Organe der Knospe liefert (auch das Nervensystem), aus dem Epicard, einem zweifellos entodermalen Organe, das im Embryo als Ausstülpung des Darmes entsteht.

Somit bilden sich bei der Knospung der zusammengesetzten Ascidien alle wichtigen Organe des neuen Thieres in dem einen Falle (*Botryllus* aus dem Ectoderm des Mutterthieres (d. h. aus Organen ectodermaler Herkunft), im anderen (*Polyclinum*) aus dem Entoderm oder entodermalen Organen. Hier können demnach bei der Knospung beide primären Keimblätter in der Bildung der Organe einander ersetzen.

Ich könnte auch die Beobachtungen von F. Wagner und Rievel über die Regeneration des Darmes bei einigen Würmern anführen, wenn nicht ihre Bedeutung durch Wagner selbst in Zweifel gezogen worden wäre. Nach Wagner bildet sich der Pharynx bei den Rhabdocölen embryonal durch Einstülpung des Ectoderms; bei der Regeneration des Thieres nach künstlicher Theilung hingegen entsteht das neue Epithel des Schlundes aus Parenchymzellen, die zwischen den Organen liegen, d. h. aus mesodermalen Elementen. Bei *Lumbriculus*, einem Oligochäten, bilden sich Vorder- und Enddarm (Stomo- und Proctodäum) embryonal vom Ectoderm; bei der Regeneration des Darmes in Thieren, denen das Vorder- oder Hinterende abgeschnitten war, ergänzen sich beide Theile des Darmes aus dem entodermalen Epithel des Mitteldarmes. Rievel hat die Angaben Wagner's an einigen anderen Würmern geprüft, die regenerationsfähig waren (*Ophryotrocha puerilis*, *Nais proboscidea*, Lumbriciden) und war zu demselben Resultate gelangt. Darauf aber schwächte Wagner die Bedeutung seiner Beobachtungen stark ab, indem er zeigte, dass bei *Lumbriculus* die Regeneration des Vorderdarmes aus dem Mitteldarm nur zeitweilig ist. Die Ränder des Darmes verwachsen mit dem Rande der Körperwand, und es bildet sich ein temporärer Mund; dieser schließt sich aber nachher wieder, und das neue Stomodäum entsteht durch typische Einstülpung von der Haut aus, somit auf demselben Wege, wie im Embryo. Danach bedürfen auch alle übrigen von Wagner und Rievel beschriebenen Fälle einer Regeneration des Vorder- und Enddarmes nicht aus Ectodermzellen der Nachuntersuchung. (F. v. Wagner. Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893. — Rievel, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd. 1896. — F. v. Wagner. Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus*. in: Z. Anzeiger 20. Bd. 1897. Gustav Wolff Entwicklungs-

physiologische Studien. 1. Die Regeneration der Urodelenlinse. in: Arch. Entwickelungsmech. 1. Bd. 1895) stellte sich die Frage, »ob es möglich ist, einen Entwicklungsvorgang zu zwingen, sich in principiell anderer Art, als es normaler Weise geschieht, zu vollziehen und doch zum gleichen Ergebnis zu führen«. Die Richtigkeit seiner Annahme bewies er an der Regeneration der Linse bei den Urodelen. Während nämlich im Embryo die Linse aus dem Ectoderm der Haut unabhängig von der Augenblase entsteht, regenerirt sie sich nach operativer Entfernung beim *Triton* unabhängig von der Haut: als Herd der Neubildung dient das Epithel des Irisrandes, das sich aus der ursprünglichen Augenblase gebildet hat, also ganz anders, als im Embryo. Obgleich das Beispiel eigentlich nicht zu der von mir behandelten Frage passt — ob die Keimblätter einander in der Bildung der Organe ersetzen können —, da sich die Linse ja in den beiden Fällen aus Zellen ectodermaler Herkunft entwickelt, so hat Wolff's Beobachtung immerhin für uns ein Interesse, da sie die Frage beantwortet, ob ein Organ, wenn sich seiner normalen Entwicklung Hindernisse in den Weg legen, diese umgehen könne. Gerade dies sehe ich bei der Entwicklung des Mitteldarmes bei den Cephalopoden verwirklicht.

Wenn somit Beobachtungen über ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration uns annehmen lassen, dass die Keimblätter in gewissen Fällen einander ersetzen, und gleiche Organe sich auf verschiedenen Wegen bilden können, so sehe ich keinen Grund ein, warum wir diesen Schluss nicht auch auf die Embryogenese ausdehnen dürfen.

Ein je früheres Stadium des Organismus wir nehmen, um so bedeutender sind seine plastischen Kräfte, um so stärker ist, wenigstens potentiell, seine regenerative Fähigkeit. Und wenn irgend welche mechanische Ursachen einem der Keimblätter daran hinderlich sind, seine normale Thätigkeit zu zeigen, so haben wir nicht das Recht, a priori zu verneinen, dass ein anderes Keimblatt ihm zu Hilfe kommen und es in der Entwicklung der entsprechenden Organe ersetzen könne. Nach meiner Vorstellung haben wir einen solchen Fall in der Entwicklung von *Loligo* vor uns. Die Ursache, die hier die normale Thätigkeit des Entoderms verhindert, ist die unmäßige Anhäufung von Nährdotter. Oben pag. 88 ff. habe ich Beispiele dafür angeführt, welche beweisen, dass eine Überhäufung mit Nährmaterial im Ei die Zerstörung oder Degeneration der Theile des Entoderms zur Folge hat, die ihre Verdauung und Assimilation im Embryo besorgen. Bei *Loligo* übernimmt das ganze Entoderm diese Aufgabe, verliert in Folge dessen seine histogenetische Fähigkeit und degenerirt. Dann ersetzen dasselbe einige Zellen der mesodermalen Schicht und »regeneriren« die Darmanlage, die »verblüht ist, eh sie erblühte«. Wir hätten hier eine Analogie mit der oben beschriebenen Regeneration des Schlundes bei den

Turbellarien, wo der verlorene Pharynx — ein entodermales Organ — sich aus dem Mesoderm des Parenchyms neu bildet. Da aber im Embryo von *Loligo* das Entoderm zu Grunde geht, ehe es noch den Darm bildet, so müsste man seine Bildung aus Mesodermzellen mit Roux nicht Regeneration, sondern Postgeneration nennen.

Eine analoge Erscheinung bildet vielleicht jenes vollständige Abwerfen des Ectoderms, das bei der Entwicklung von *Spongilla* und der Trematoden beschrieben wird, es könnte als Degeneration des Ectoderms mit nachheriger Regeneration aus dem Entoderm aufgefasst werden.

Barfurth (Versuche über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. in: Anat. Anzeiger Ergänzungsheft z. 8. Jahrg. 1893) machte Experimente an künstlich verwundeten Gastrulae von Amphibien und kam zu dem Schlusse, dass die beiden primären Keimblätter dabei nicht einander ersetzen oder regeneriren können. Beide Blätter haben specifische Eigenschaften, die zwischen ihnen einen scharfen Gegensatz bilden; sie sind functionell verschieden (Specificität der Keimblätter). Zu einem ähnlichen Resultate kam Driesch in Bezug auf die Keimblätter der Seeigel (Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd.).

Gegen diese Schlüsse könnte man aber einwenden, dass 1) die regenerative Fähigkeit der Keimblätter vielleicht nicht bei allen Thieren in gleichem Maße ausgeprägt wäre, und 2) Experimente, die dem Embryo grobe mechanische oder andere Insulte zufügen, vielleicht nicht die Bedingungen für das Hervortreten der regeneratorischen Thätigkeit der Embryonalschichten in sich tragen. In dieser Hinsicht haben Beobachtungen, wie die oben angeführten von Cölenteraten und Ascidien, über die normale Entwicklung in der Natur mehr Bedeutung, als Experimente über die Entwicklung verletzter Embryonen unter unnatürlichen Bedingungen.

Wenn die von mir gegebene Erklärung richtig wäre, so könnten wir auch andere ähnliche Fälle im Thierreiche erwarten. Bei den Insecten z. B. bilden das eigentliche, primäre Entoderm zweifellos die den Dotter verdauenden Dotterzellen, wenigstens ein Theil derselben (die aus dem Blastoderm in den Dotter übergehen); bei *Gryllotalpa* ordnen sie sich sogar an der Bildungsstätte des Mitteldarmes zu einem Epithel an und erinnern an die dotterreichen Zellen des Darmes von *Astacus*. Allein alle diese Zellen degeneriren und haben nichts mit der Bildung des definitiven Mitteldarmes zu thun: er bildet sich aus anderen Anlagen. Und wenn Graber und Heymons Recht haben mit ihrer Behauptung, dass diese Anlagen ectodermal sind (im einfachsten Falle eine directe Fortsetzung des Vorder- und Enddarmes), so hätten wir bei den Insecten einen ganz analogen Fall mit *Loligo*. Wir könnten sagen, dass auch bei ihnen in Folge der Anhäufung von Nährdotter das ganze Entoderm

degenerirt und in der Entwicklung des Mitteldarmes durch ein anderes Keimblatt — hier das Ectoderm — ersetzt wird.

Vielleicht tritt auch bei einigen Gastropoden eine ähnliche Erscheinung auf. Nach den Zeichnungen und Beschreibungen in der bekannten Arbeit Bobretzky's (1) finden wir bei *Natica* eine typische Invaginationsgastrula mit typischen, großen Entodermzellen; aus diesen gehen Leber und Darm hervor, während der Vorderdarm sich durch Einstülpung des Ectoderms bildet. *Nassa* hat, wie wir oben gesehen haben, eine epibolische Gastrula; von den großen entodermalen Makromeren sondern sich nach einander die Zellen des Mesoderms und des definitiven Entoderms ab; darauf degenerirt

Fig. 9.

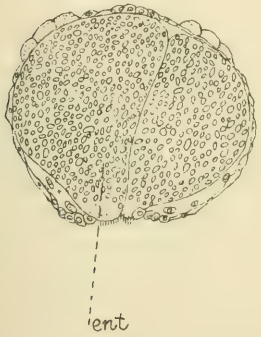


Fig. 10.

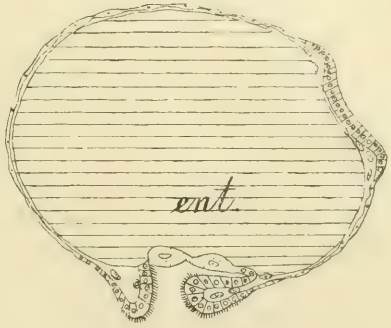


Fig. 11.

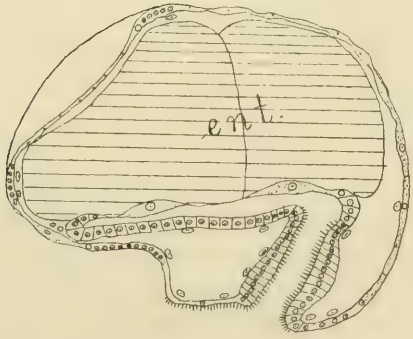


Fig. 9—11. Die Bildung des Darmes bei *Fusus* nach Bobretzky.
ent. Entoderm. Der Darm bildet sich durch Auswachsen des Stomodäums.

der Rest. Sehr verschieden aber geschieht die Entwicklung von *Fusus*, die gleichfalls von Bobretzky untersucht wurde (Fig. 9—11).

Auch hier haben wir eine epibolische Gastrula; 4 große Makromeren werden vom Ectoderm umwachsen, liefern aber weder das Mesoderm noch — so weit man urtheilen kann — das definitive Entoderm. Bobretzky hält sie (zweifellos fälschlich) auch gar nicht für Entoderm; nach ihm bildet sich dieses durch Einstülpung des Ectoderms in der Richtung zu den innen liegenden Makromeren. Der äußerste Theil dieser Einstülpung liefert das Stomodäum, der innere das Entoderm, das Magen, Darm und Leber bildet. »Aus diesem geht hervor (pag. 127), »dass hier das Entoderm anfänglich keineswegs scharf von dem Ectoderm abgegrenzt ist, und man zwischen beiden Keimblättern nur ganz fictive Grenzen stellen kann, indem man die zur Bildung des Ösophagus dienende Zellenschicht als dem Ectoderm, und die die übrige Verdauungshöhle ausmachende Schicht als dem Entoderm angehörend betrachtet.«

Die 4 großen Makromeren, auf welche die Darmanlage hinwächst, werden vom Autor gar nicht in Rechnung gezogen. Und gerade sie entsprechen wohl zweifellos den entodermalen Makromeren von *Nassa*; aber während letztere das Mesoderm und Darmepithel liefern, erzeugen sie bei *Fusus* keine Elemente des Embryos, sondern sind gleichsam ein provisorisches Organ des Embryos — das Dotterorgan. Der Darm hingegen bildet sich durch einfaches Auswachsen des Stomodäums, dem Bobretzky den Namen Entoderm, augenscheinlich nicht seiner Bildungsart, sondern seinem weiteren Schicksale nach, giebt. Ich sehe aber auch hierin die Möglichkeit einer Analogie mit der Entwicklung von *Loligo*: bei *Nassa* degenerirt ein Theil des Entoderms, der Rest wird für die Bildung des Darmes verwandt; bei *Fusus* scheint das ganze Entoderm zu degeneriren und eine Postgeneration des Darmes aus dem Ectoderm stattzufinden, wie bei den Insecten.

Bobretzky blieb das Schicksal der Kerne der 4 Dottermakromeren von *Fusus* unbekannt. Er »glaubt annehmen zu können«, dass sie endgültig mit dem zugehörigen Theile des Protoplasmas sich der wachsenden Darmwand anfügen. Nach Allem zu urtheilen, was wir von Furchungszellen wissen, die voll Dotter sind und ihn verdauen, dürfen wir eher ihre Zerstörung erwarten.

Natürlich sind das Alles Annahmen, die nur durch directe Beobachtungen bestätigt oder abgewiesen werden können.

In wie weit Auseinandersetzungen, wie die oben angeführten, für die Embryologie der Wirbelthiere Verwendung finden könnten, diese Frage werde ich hier nicht berühren; da ich keine persönlichen

Erfahrungen über die Embryogenese der Wirbelthiere habe, so wage ich es fürs Erste nicht, Schlüsse aus den sich widersprechenden Angaben der Autoren zu ziehen. Ich will nur auf folgende Meinung Ed. van Beneden's hinweisen, der zufolge »das sogenannte zweiblättrige Stadium der Keimblase der Säugethiere dem Blastulastadium der Amphibien entspricht. Die obere Schicht nenne ich Blastophor (Keimschicht, formation germinative); sie ist der oberen gefurchten Halbkugel der Amphibien homolog. Die untere Schicht, der unteren weniger gefurchten Halbkugel der Amphibien entsprechend, heiße ich Lecitophor. Diese Auslegung findet ebenfalls Anwendung für die Sauropsiden, bei welchen die Epibolie wegen der größeren Masse des Dotters sich viel später vollendet. Die zwei primitiven Schichten des Hühnchens, wie sie seit Pander und v. Baer bekannt, sind keine morphologischen Einheiten, die mit dem Ectoderm und dem Entoderm des *Amphioxus* zu vergleichen wären. Die innere Schicht ist nur Dotterentoblast (Lecitophor), die äußere Schicht die gemeinsame Anlage des Epiblastes, des Archenterons, der Chorda, des Mesoblastes und des Dotterpfropfes«.

Der Lecitophor ist somit das degenerirende Entoderm. Wie es scheint, degenerirt das Entoderm in den dotterreichen Eiern der Wirbelthiere bedeutend.

Mit Kowalevsky & Marion (in ihrer Arbeit über die Entwicklung der Alcyonarien), Chun, Kölliker (2), Heymons und Anderen komme ich also zu dem Schlusse, dass zwischen den Keimblättern keine tiefen physiologischen und histogenetischen Unterschiede existiren. Bei Cölenteraten finden K. & M. »une véritable identité physiologique des deux feuillets«, die sich in ihrer Fähigkeit offenbart, gleiche histologische Elemente zu produciren. Eine solche physiologische Gleichberechtigung, wenigstens eine potentielle, muss auch zwischen den Keimblättern der höheren Metazoen existiren; hierauf weist sowohl die oben angeführte Fähigkeit der Keimblätter hin, einander in der Entwicklung der Organe zu ersetzen, als auch die sonderbare Eigenschaft des Ectoderms, in gewissen Fällen die Ernährung des Embryos zu übernehmen, die normal dem Entoderm obliegt. Und wenn auch in den allermeisten Fällen das Entoderm und Ectoderm auf besonderen Entwicklungswegen fortschreiten und immer nur streng bestimmte Organcomplexe entstehen lassen, so muss dies von beständig sich wiederholenden, in weitem Sinne mechanischen Entwicklungsbedingungen abhängen, nicht aber von inneren Lebenseigenschaften der Zellen der beiden Blätter. Eine

Veränderung dieser Bedingungen nach der einen oder anderen Richtung kann sogleich die schlummernden Eigenschaften der Keimblätter zur Thätigkeit erwecken und zu einem Entwicklungsgange führen, der vom normalen weit verschieden ist. Jedes Keimblatt kann auch nach seiner Differenzirung noch genug ursprüngliche Embryonalanlagen enthalten, genug plastische Kräfte, um im Nothfalle Elemente zu bilden, die normal aus einem anderen Keimblatte entstehen. Alsdann kommt es gleichsam zu einer Regeneration der Keimblätter.

VII.

Was ist das Cölom?

Der zuerst von Hatschek ausgesprochene und von Ed. Meyer zu einer ganzen Theorie ausgearbeitete Gedanke, dass die Cölomhöhlen der höheren Metazoen sich aus den Genitalhöhlen (Gonaden) der Turbellarien entwickelt haben, findet nicht die mindeste Stütze in der Embryologie der Arthropoden und Mollusken. Indem er den Bau eines jungen Anneliden mit dem einer erwachsenen Turbellarie vergleicht, sagt Meyer (2): »hier wie dort finden wir zwischen Darm und Haut, in einem Mesenchymgewebe eingebettet, solide oder sich aushöhlende Zellencomplexe, hier die Geschlechtsdrüsen, dort die Mesodermsomite, von welchen in beiden Fällen die Kopfregion frei bleibt. Meines Erachtens sind nun auch wirklich die hier verglichenen Bildungen der Anneliden und Turbellarien genetisch von einander direct ableitbar, denn für sämmtliche mesenchymatische Organe der ersteren, sowohl im larvalen als im ausgebildeten Zustande, lassen sich durchaus entsprechende Bildungen im Parenchym der letzteren namhaft machen, und die paarigen, metameren Peritonealsäcke, welche aus den Mesodermsomiten hervorgehen, die secundäre Leibeshöhle einschließen und an bestimmten Stellen die Geschlechtsproducte erzeugen, können als Geschlechtsfollikel mit stark vergrößerter Follikelhöhle und vielfach differenzirten Wandungen gedeutet werden«.

Aus dieser ersten Analogie ergiebt sich weiterhin folgende weite Verallgemeinerung: »wenn nämlich bei den Anneliden die Peritonealsäcke nebst allen Derivaten, sowie den Segmenthöhlen in ihnen von den Geschlechtsdrüsen ihrer Vorfahren abzuleiten sind, so wird auch den ontogenetischen Entwicklungsstadien jener, den Mesodermsomiten und Mesodermstreifen, und schließlich, consequenter Weise,

auch ganz allgemein dem secundären oder cölomatischen Mesoderm aller Metazoen, die ein solches besitzen, die ursprüngliche Bedeutung von einem Geschlechtsgewebe, von Gonaden, zukommen müssen«.

In wie weit diese Hypothese den embryologischen Thatsachen widerspricht, erhellt besonders aus dem kurzen Résumé, das der Autor in der Warschauer Naturforschergesellschaft machte (Meyer 1). Dort lesen wir: »bei allen Metazoen, außer den Cölenteraten, wo sich eigentlich noch kein echtes mittleres Blatt gebildet hat, entwickeln sich die Genitalproducte oder -Drüsen, wie bekannt, aus dem Mesoderm, richtiger aus einem besonderen Theile desselben. Das mittlere Blatt ist aus 2 heterogenen Theilen zusammengesetzt: aus einem embryonalen Parenchym, Mesenchym oder primären Mesoderm, das nur die Summe von Anlagen sehr verschiedener Organe ist, und aus Genitalgewebe oder secundärem Mesoderm, das bei den niederen Würmern nur als Genitaldrüsen auftritt; bei den höheren aber, gleichwie bei allen Cölomaten überhaupt, entspricht diesem Theile des Mesoderms das ganze Peritoneum mit allen seinen Derivaten, das direct aus den epithelialen Wänden der Genitaldrüsen entstanden ist, deren Follikelhöhle sich so sehr ausgeweitet hat, dass sie die primäre Leibeshöhle verdrängte und so zu der sogenannten secundären Leibeshöhle oder zum Cölom wurde. Wirklich entstehen, so weit bis jetzt bekannt, bei allen Thieren mit secundärer Leibeshöhle die Genitalproducte direct oder indirect aus dem peritonealen Epithel«.

Oben haben wir indessen manche Beispiele angeführt, wo die Anlagen der Genitaldrüsen sich nicht aus dem Mesoderm und nicht aus dem peritonealen Epithel bilden: *Sagitta*, *Lernaea*, *Phalangium*, *Scorpio*, verschiedene Insecten, *Loligo* und *Sepia*. Und diese vereinzelten Beispiele haben eine viel größere Kraft, als es auf den ersten Blick scheinen mag. Denn augenscheinlich darf man, wenn die gleiche Entwicklungsart der Genitalanlage bei *Phalangium* und *Scorpio* erwiesen ist, sie mit aller Gewissheit auch bei den anderen Arachniden zu finden hoffen; was für eine ganze Reihe einzeln untersuchter Insecten richtig ist, muss für alle zutreffen. In allen diesen Fällen aber finden wir die typische Entwicklung des Cöloms ganz unabhängig von den Genitalanhängen. So bilden sich bei *Loligo* ein Paar Cölomhöhlen, die sich später zu einer in den mittleren Stadien enorm weiten Höhle vereinigen. Indessen liegt die kleine Gruppe Geschlechtszellen unabhängig vom Cölom ganz hinten im Embryo, und erst später erreicht die Pericardial- (Cölom-)höhle die Genital-

anlage, umgiebt sie mit ihrem Epithel, und dann gewinnt das Ganze das Aussehen, als ob die Genitalzellen in der Peritonealwand des Cöloms lägen. Ähnliches wird bei den Insecten beobachtet: am hinteren Ende des Keimstreifens liegt die Genitalanlage; nach vorn davon entsteht eine Reihe paariger Cölomhöhlen, und erst später werden die Geschlechtszellen zu Theilen der Wände dieser Höhlen. In diesem Falle darf man von den Cölomhöhlen denken, was man will, aber gewiss nicht sagen, dass sie durch Auswachsen der Genitalhöhlen gebildet werden, denn bei ihrer Entwicklung stehen die Cölomhöhlen in gar keiner Beziehung zu den Anlagen der Genitaldrüsen. Letztere bleiben (bei *Phalangium*, *Scorpio* und *Loligo*) im Embryo stets eine compacte Masse und erweitern sich erst in der Larve, wenn die Cölomhöhlen schon stark reducirt sind.

In gleicher Weise giebt es auch bei den Wirbelthieren, wo die Bildung der Genitalanlage gewöhnlich dem peritonealen Epithel zugeschrieben wird, Hinweise darauf, dass die primären Genitalzellen nur in diesem Epithel liegen, sich aber nicht aus ihm differenziren; von der selbständigen Entstehung der Genitalzellen sprach Nussbaum nach Beobachtungen an *Rana fusca* schon 1880 (vgl. gleichfalls Eigenmann).

Somit findet die Hypothese, dass das secundäre Mesoderm aus den epithelialen Wänden der Genitaldrüsen entstanden sei, deren Höhlen sich in Cölom verwandelt hätten, in der Embryogenese der Arthropoden und Mollusken keine Bestätigung, da bei ihnen ein typisches Cölom existirt, ohne das die Genitalzellen sich aus dem peritonealen Epithel entwickeln.

Man könnte behaupten, die mesodermalen Somite mit ihren Höhlen hätten anfänglich die Bedeutung von Genitalgewebe gehabt, sie aber allmählich verloren und wären als Rudimente der Genitalanlage übrig geblieben, die wiederum an einer anderen Stelle auftauchte, wenn nicht die Entwicklung der Genitalzellen aus den Zellen des peritonealen Epithels, das aus mesodermalen Somiten entstanden ist, eins der Grundargumente der Theorie wäre. Indessen ist gerade dieses Argument, wie wir gesehen haben, hinfällig.

Mir scheint es, dass die Entstehung und Bedeutung der Cölomhöhlen der Metazoen genug durch die Functionen selbst, denen sie später dienen, erklärt wird. Bei allen Thieren mit secundärer Leibeshöhle steht diese in Verbindung mit den Nieren und nimmt an ihrer Bildung Theil; bei den Thieren, wo die Cölomhöhle auch im erwachsenen Zustande klar genug ausgeprägt und nicht reducirt ist,

ist sie excretorisch thätig. Die excretorische Bedeutung der Cölomhöhle und ihres Epithels bei den Anneliden steht nach den Arbeiten Meyer's (3) und Eisig's außer Zweifel[1]. Zuerst sprach sich Grobben 1888 deutlich genug und kategorisch für die excretorielle Bedeutung der Cölomhöhle überhaupt bei Thieren auf Grundlage seiner vieljährigen genauen Beobachtungen über die peritonealen (pericardialen) Drüsen aus. Ohne in Abrede zu stellen, dass die Cölomflüssigkeit, wenn sie Zellen und Eiweißstoffe enthält, auch als Vermittlerin bei der Ernährung, besonders aber bei der Athmung der Gewebe dienen kann, schreibt ihr Grobben (1) dennoch eine ursprünglich excretorielle Bedeutung zu und behauptet ausdrücklich, allerdings mehr vom morphologischen Standpunkte aus, man dürfe die Cölomflüssigkeit nicht, wie so oft, Lymphe oder Hämolymphe nennen, d. h. mit der ernährenden Flüssigkeit der Gewebelacunen, die sich in der primären Leibeshöhle bilden, verwechseln.

Diese Anschauung über die physiologische Bedeutung der Cölomhöhle kann auch auf das Auftreten derselben im Embryo erweitert werden. Wir sehen, dass sich bei den Embryonen der Metazoa coelomata zwei Höhlen bilden: das Blutsystem, worin die Nährflüssigkeit circulirt, und das ganz davon abgeschlossene Cölom, worin sich zwar auch Flüssigkeit ansammelt, aber eine Flüssigkeit, die wohl die Excrete des Embryos enthält. Bei den Embryonen der Cephalopoden unterscheidet sich der Inhalt des Cöloms scharf von dem der Blutgefäße durch den Mangel an Eiweißstoffen. Die Entwicklung der Pericardialhöhle selbst, die in dem mittleren Stadium eine ungeheure Ausbildung erlangt, wird bei den Cephalopoden wohl durch die bedeutende Anhäufung von Flüssigkeit in derselben verursacht, die von den Nierenanlagen bei Fehlen jeglicher embryonaler Excretionsorgane gesammelt wird. Später, wenn die Niere sich schon nach außen öffnet (ich habe dieses allerdings nicht direct beobachtet), fällt die Pericardialhöhle sogleich zusammen und nimmt sehr an Umfang ab. Sie dient hier gleichsam als zeitweilige, embryonale Harnblase.

[1] Bei den Echinodermen, wo die Cölomhöhle und ihr Derivat — das Ambulacralsystem — eine so außergewöhnliche Ausbildung erreichen und ganz speciellen Zwecken dienen, unterscheidet sich die Flüssigkeit in ihnen scharf vom Blute durch die Armuth an Eiweißstoffen, wesswegen auch, wie bei den Embryonen von *Loligo*, auf Schnitten die Gefäße voll körnigen Niederschlages sind, die übrigen Höhlen hingegen leer. Vgl. Lang, Vergleich. Anatomie.

Bei *Peripatus*, den Crustaceen und bei *Phalangium* sind die Cölomhöhlen bei den Embryonen mehr oder weniger bedeutend entwickelt; später reduciren sie sich und im erwachsenen Zustande bestehen ihre Reste als Bestandtheile der Excretionsorgane: Nephridien bei *Peripatus*, Antennen und Coxaldrüsen bei den Crustaceen und *Phalangium*, wo der Rest der Cölomhöhle das sogenannte Endsäckchen bildet. (Bei *Peripatus* und wahrscheinlich auch bei Insecten sind auch einige Theile der Geschlechtsorgane Reste des Cöloms). Man möchte glauben, dass bei der Embryogenese der Arthropoden die schon entwickelten Cölomhöhlen sich in Folge der ausschließlichen Entwicklung nephridialer Organe (Antennen und Coxaldrüsen) oder des Erscheinens neuer Excretionsorgane (Malpighische Gefäße) reduciren.

Die Bedeutung der Cölomhöhlen für die Excretion tritt besonders klar in den Experimenten Kowalevsky's über die Excretion bei niederen Thieren hervor. Auf die morphologische Bedeutung dieser Experimente wies ich in einer Mittheilung hin, die ich in der Gesellschaft der Naturforscher in Petersburg im April 1892 machte; diese Mittheilung blieb ungedruckt (außer einem kurzen Résumé im »Wjestnik Jestestwosnanija« desselben Jahres), und da der Inhalt derselben die behandelte Frage direct berührt, so halte ich es für nicht überflüssig, ihn hier anzuführen.

Als Excretionsdrüsen dienen bei den Crustaceen ihre Antennen- und Schalendrüsen, bei den Arachniden die sogenannten Coxaldrüsen. Die Experimente Kowalevsky's über die Excretion von injicirten Farbstoffen haben nachgewiesen, dass ihre Excretion durch diese Organe vor sich geht, wobei sich verschiedene Theile derselben nicht in gleicher Weise zu denselben chemischen Stoffen verhalten: in der Schalen- und Antennendrüse hat das Endsäckchen eine saure Reaction der Zellen und sondert das Carmin aus, die Röhre selbst reagirt alkalisch und sondert Indigocarmin aus, wobei sie sich blau färbt. Die entsprechenden physiologischen Theile hat Kowalevsky auch in den Coxaldrüsen der Arachniden nachgewiesen.

Als typisches Excretionsorgan der Mollusken (speciell der Lamellibranchiaten dienen das Bojanussche Organ und die Pericardialdrüse, die analog den oben genannten Drüsen der Arthropoden fungiren. Das Bojanussche Organ scheidet Indigocarmin aus, die Pericardialdrüse bildet den sauren Theil der Niere und scheidet Carmin aus.

Die Function, die bei den Arthropoden von 2 Theilen desselben Organs ausgeführt wird (vom Canale und dem Endsäckchen der Antennen-, Schalen- oder Coxaldrüse), ist bei den Mollusken auf 2 selbständige Organe vertheilt, die in keiner directen Verbindung mit einander stehen. Die Pericardialdrüse der Mollusken, ein Anhang des Pericards, ersetzt gleichsam das Endsäckchen der Niere der Arthropoden.

Es fragt sich, in wie weit man diesen physiologischen Analogien eine morphologische Erklärung geben kann; ob sich, wenn keine Homologie, so doch wenigstens eine allgemeine morphologische Grundlage für diese Organe finden lässt.

Die Excretionsdrüsen der Arthropoden sind nach dem Typus der Nephridien gebaut. Ein helles Licht warf auf sie der Bau und die Entwicklung der Nephridien bei *Peripatus*, die SEDGWICK ausführlich untersucht hat. Hier öffnet sich das proximale Ende des Nephridiums nicht direct in die Körperhöhle, die bei *Peripatus* kein Cölom ist, sondern in eine geschlossene Blase oder ein Säckchen; die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass dieses Säckchen jederseits ein Rest des Cöloms des entsprechenden Körpersegmentes ist; seine Höhle ist der Rest der Cölomhöhle. Der Lage nach entspricht dieses Bläschen vollkommen dem Endsäckchen der Excretionsdrüse der Crustaceen, wesswegen SEDGWICK auch die Ansicht äußerte, das Endsäckchen der letzteren entspreche dem stark reducirten Reste der Cölomhöhle.

Ich habe in der Coxaldrüse der Phalangiden ihr proximales Ende gefunden, das bis dahin der Aufmerksamkeit der Forscher verborgen geblieben war; es erwies sich, dass auch hier die Drüse mit einem kleinen Säckchen von unregelmäßiger Form endet; dieses homologisirte ich dem Endsäckchen der Drüse der Crustaceen und dem »internal vesicle« der Nephridien von *Peripatus* und wies darauf hin, dass es dem Cölomsomite homolog sei.

Und wirklich zeigten die Untersuchungen von LEBEDINSKY, dass sich die Coxaldrüsen der Phalangiden aus den Cölomhöhlen des entsprechenden Somites entwickeln, und dass der Rest des Cölomsäckchens als Bläschen am inneren Ende der Coxaldrüse verbleibt, ganz wie bei *Peripatus* das internal vesicle an den Nephridien.

Die Untersuchungen LEBEDINSKY's lassen keinen Zweifel mehr daran, dass das internal vesicle der Nephridien von *Peripatus*, die Endsäckchen der Antennendrüsen der Crustaceen und der Coxaldrüsen bei *Phalangium* ganz gleichartige Gebilde, nämlich die Reste des Cölomsäckchens des entsprechenden Körpertheils bilden. Gerade dieser erhalten gebliebene Theil der Cölomhöhle bildet bei den Crustaceen (und, wie man nach den Beobachtungen KOWALEVSKY's annehmen darf, bei den Arachniden) den sauren Theil der Excretionsorgane und scheidet Carmin aus; diese Aufgabe kommt folglich dem ursprünglichen Cölomepithel zu.

Das Bojanussche Organ der Mollusken ist gleichfalls nach dem Typus der Nephridien gebaut; aber physiologisch entspricht es in seinem ganzen Umfange der Röhre der Excretionsorgane der Crustaceen; es hat keinen Theil, der dem Endsäckchen entspräche. Das innere Ende des Organs mündet in eine ziemlich weite Höhle, die (bei den Lamellibranchiaten) das Herz und einen Theil des Darmes in sich schließt; dieses sogenannte Pericard ist eben das Cölom der Mollusken; es ist stärker entwickelt, als bei den Arthropoden, und seine Verbindung mit dem Bojanusschen Organe durch einen Wimpertrichter ist eine primäre Erscheinung, die dem Typus der Nephridien der Anneliden näher steht, als es bei den Nephridien von *Peripatus* und von Arthropoden der Fall ist.

Was aber ist die Pericardialdrüse, der saure, Carmin absondernde Theil der Excretionsorgane der Mollusken? Die Untersuchungen von GROBBEN haben nachgewiesen, dass sie (daher auch ihr Name) ein besonderer Theil des Pericards ist; die Höhle der Drüse communicirt mit der Pericardialhöhle; das Epithel der Drüse geht direct in das Epithel des Pericards über. Auch hier übernimmt die Rolle der Carmin absondernden Organe das Epithel des Cöloms, oder genauer eines Theiles desselben. Bei den Mollusken sind beide Derivate des Cöloms, die eine excretorische Function haben — Niere und Pericardial-

drüse — von einander geschieden. Bei den Arthropoden ist das Cölom auf ein Minimum reducirt worden, und nur kleine epitheliale Bläschen sind übrig geblieben, die eine bestimmte excretorische Function haben (dieselbe, wie die Pericardialdrüse) und als Endsäckchen einen integrirenden Theil der Niere bilden.

Die Richtigkeit dieser Parallele wird durch einzelne Ausnahmen nicht beeinträchtigt; so fand KOWALEVSKY bei *Mysis* kein physiologisch wirkendes Endbläschen an den Antennendrüsen. Bei *Sepia* scheidet die Pericardialdrüse kein Carmin aus, und die Rolle des sauren Theiles der Excretionsorgane übernimmt die Wand des Kiemenherzens. Aber die starke Entwicklung und der charakteristische Bau der Pericardialdrüsen bei den Cephalopoden lässt immerhin in ihnen ein Excretionsorgan erkennen, obgleich ihre Function sich auch im Vergleich mit den Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten verändert hat: statt der Pericardialdrüse übernehmen bei *Sepia* die Zellen des Kiemenherzens die Ausscheidung des Carmins, bei *Mysis* dienen zu dieser Function Gruppen von Zellen an der Basis der Thoraxfüße. KOWALEVSKY, Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. SEDGWICK, The development of the Cape species of *Peripatus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. 1888. LEBEDINSKY, Die Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium*. in: Z. Anzeiger. 1892. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie d. Phalangiden. in: Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892. GROBBEN, Morpholog. Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat etc. der Cephalopoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd. 1884. Id. Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. ibid. 7. Bd. 1888.

Die Verbindung des Cöloms mit den Geschlechtsorganen muss ganz secundär sein, und die Ursache der Lagerung und Entwicklung der Genitalzellen in der Wand des Cöloms ist leicht begreiflich: es ist eine bequeme Art für die Genitalzellen, nach außen zu kommen. Nicht nur bei den Anneliden dienen die Nephridien zur Ausleitung der Genitalproducte, können dabei ihre primären Eigenschaften verlieren und sich in specielle Genitalgänge umwandeln; auch bei den Mollusken führen die Genitaldrüsen ihre Producte entweder direct in das Pericard (Cölom), wie bei den Cephalopoden, oder in die Niere, wie bei einigen Lamellibranchiaten, oder endlich durch einen von der Niere getrennten Genitalgang nach außen. Und wie die Nephridien aus Excretionsorganen sich in die Geschlechtsgänge verwandeln können, so konnten auch Theile des Cöloms ihre Bedeutung als Excretionsorgane einbüßen und, um ausschließlich zur Entwicklung der Genitalproducte zu dienen, sich in Genitaldrüsen oder Gonaden umwandeln.

Nach diesem meinem Standpunkte sind die Cölomhöhlen im Embryo gleichsam zeitweilige Reservoire für die Zerfallproducte, die sich zweifellos in großen Massen bei dem energischen Wachsthum und der Zellvermehrung im Embryo bilden. Dieser Standpunkt findet seine Stütze auch in den Erscheinungen während der Furchung. Bei

den Lungenschnecken haben mehrere Autoren (vgl. MEISENHEIMER und bei ihm die fernere Litteratur zwischen den Blastomeren die Bildung von Höhlen voll Flüssigkeit beschrieben; letztere wird darauf, ähnlich wie aus der Excretionsvacuole der Protozoen, nach außen entleert. Nach der Ausleerung nähern sich die Zellen einander, und dann beginnt die Anhäufung von Flüssigkeit, welche die Blastomeren aus einander schiebt, von Neuem. Dies geht periodisch während der ganzen Furchung vor sich. Die Flüssigkeit in der Furchungshöhle der Blastula rührt von den Tropfen her, die sich zwischen den Blastomeren bilden. Durch Reagentien gerinnt die Flüssigkeit nicht und färbt sich auch durch keinerlei Farbstoff: in den Präparaten sind daher die Höhlen ganz leer. Aus diesem Grunde hält MEISENHEIMER, wie auch andere Autoren, die Flüssigkeit für das Excret der Furchungszellen; die Assimilation des Nährdotters und des Eiweißes, in das das Ei versenkt ist, geht Hand in Hand mit der Anhäufung und Ausstoßung dieses flüssigen Excretes. Ähnlich verhält sich den Reagentien gegenüber, wie wir gesehen haben, auch die Flüssigkeit im Cölom der Cephalopoden.

Somit ist die Furchungshöhle der Pulmonaten und einiger anderer Mollusken) eine Höhle zur Aufnahme der Excrete der Furchungszellen. In wie weit man diesen Schluss verallgemeinern und auf die Furchungshöhle anderer Thiere erweitern kann, bleibt natürlich noch eine Frage. Nach den Beobachtungen bei Mollusken aber sind die Bildung von Hohlräumen voll Flüssigkeit bei der Furchung und von Cölomhöhlen im Embryo parallele und analoge Processe: in beiden Fällen bilden sich Hand in Hand mit der Absorption von Nährmaterial durch den Embryo in seinen Zellen Zerfallproducte, die sich zeitweilig in eigenen Höhlen anhäufen.

Und somit glaube ich, dass die Cölomhöhlen ursprünglich Excretionsorgane waren; ihr Verhältnis zu den Geschlechtsorganen ist secundär. Wir haben allen Grund zur Annahme, dass die in vielen Fällen beobachtete Entwicklung von Geschlechtselementen aus dem Peritonealepithel eine trügerische Erscheinung ist; aller Wahrscheinlichkeit nach sondern sich die Genitalzellen von den Somazellen schon ganz früh ab und wandern erst secundär in die Wände der Cölomhöhlen ein, wo sie ganz fremde und selbständige Gebilde darstellen. In diesem Falle hat der Versuch, die Cölomsäcke von den Gonaden der Plattwürmer herzuleiten, gar keinen Boden; eher könnte man sie in Verbindung mit den Excretionsorganen der Platoden oder der Nemertinen bringen.

Die sogenannten Nephridien der Nemertinen, die im vorderen Körpertheile als 2 mehr oder weniger verzweigte Rohre hinziehen, könnte man als ein wenig differenziertes Cölom ansehen, das durch eine oder mehrere Öffnungen nach außen mündet. Dem widersprechen freilich embryologische Ergebnisse, wonach sie sich als ectodermale Einstülpungen bilden sollen, doch sind diese Beobachtungen noch lange nicht sicher. Jene Canäle sind mit Ausnahme der äußeren Öffnungen geschlossen, innen mit Wimperepithel ausgekleidet, ziehen sie längs den Seitengefäßen hin und treten mit ihnen in eine eigenthümliche Verbindung. Sie senden nämlich kurze, blinde Zweige aus, die nicht nur dem Seitengefäße eng anliegen, sondern sich sogar hineinstülpen, wobei aber die Höhle des Blutgefäßes und die des Excretionsgefäßes ihre eigenen Wände behalten. In dem blinden Zweige ist das Epithel stärker entwickelt, und am blinden Ende liegt ein Büschel starker Wimpern (Wimperkölbchen). Diese Beziehungen zwischen Excretionsorganen und Blutgefäßen erinnern an die gleichen im Embryo von *Lolige*, wo der pericardiale Theil des Cöloms aus indifferenten, endothelialen Zellen, der Nierentheil aus cylindrischem, drüsenartigem Epithel besteht, das die Äste der Hohlvene umgiebt. Später führt dieses Epithel, indem es an vielen Orten in die Venenhöhle eindringt, zur Bildung der sogenannten Venenanhänge. Es ist interessant, dass bei einigen Nemertinen (*Carinina grata*) durch Einstülpung vieler Wimperkölbchen in das Seitengefäß gleichfalls lappige, spongiöse Anhänge entstehen. Vgl. Bürger, Die Nemertinen, in: Fauna Flora Golf. Neapel 1895.

Nachtrag.

Hier endet meine russische, 1897 erschienene, Arbeit über die Entwicklung der Cephalopoden. Später habe ich der Cölomfrage noch den folgenden Artikel gewidmet, der im Herbst 1899 im 30. Bande der Arbeiten der Petersburger Naturforscher-Gesellschaft erschienen ist.

In meiner oben dargelegten Arbeit habe ich die Meinung ausgesprochen, dass die Bildung eines Cöloms im Embryo nicht durch irgend welche phylogenetische Ursachen, sondern rein physiologisch hervorgerufen wird: und zwar ist das Cölom ein Reservoir, worin zeitweilig die Excrete des Embryos angehäuft werden. Zu gleicher Zeit habe ich einige kritische Bemerkungen über die hauptsächlich von Ed. Meyer entwickelte Theorie gemacht, wonach das Cölom der höheren Metazoen morphologisch den erweiterten Gonaden der Plattwürmer entsprechen soll.

Nach dem Erscheinen meiner russischen Arbeit ist, so weit ich weiß, in zwei Arbeiten die Frage nach der Bedeutung des Cöloms berührt worden, nämlich der russischen Arbeit von Meyer (Unter-

suchungen über die Entwicklung der Anneliden. in: Arb. Nat. Ges. Kasan 31. Bd. 1898 und einer Arbeit von Ziegler (Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. in: Verh. D. Z. Ges. 8. Vers. 1898).

Meyer vertheidigt seine Theorie gegen meine Erwiederungen und unterzieht meine Arbeit einer sehr scharfen Kritik. Da er aber seinen früheren Argumenten nichts wesentlich Neues hinzufügt, so brauche ich auf ihn hier nicht näher einzugehen. Ich will nur darauf hinweisen, dass, wie Meyer selber (pag. 305, 326) sagt, schon Kleinenberg ihn auf die frühe Differenzirung der Geschlechtszellen bei *Sagitta* unabhängig von der Cölombildung hingewiesen hat, als auf einen Widerspruch gegen die Theorie der Entstehung des Cöloms aus Gonaden; daher kann ich mich nur freuen, dass meine Meinung von diesem hochbegabten, leider zu großem Verluste der Wissenschaft dahingeschiedenen Forscher getheilt wurde. Kleinenberg zeichnete sich durch die Originalität und Selbständigkeit seiner Meinungen aus, und Meyer ist gewiss mit Recht auf die nahe Bekanntschaft mit einem solchen Menschen stolz; aber leider lässt sich nicht verkennen, dass diese Bekanntschaft sich wenig in seinen Werken ausgeprägt hat. Denn wenn Meyer glaubt, sich aus den factischen Widersprüchen zwischen seiner Theorie und den Thatsachen der Ontogenese der Geschlechtszellen und der Cölomhöhlen durch Worte wie »cenogenetisch« und »teloblastisch« herauswinden zu können, so zeigt er nur, dass er gänzlich im Netz jener gewöhnlichen Scholastik verwickelt ist, zu der die phylogenetische Zoologie so schnell entartet ist. Zu dieser phylogenetischen Scholastik verhielt sich Kleinenberg, wie bekannt, mit spöttischem Scepticismus; auf Eduard Meyer hat dieser Scepticismus aber nicht die nöthige Wirkung ausgeübt.

Ich möchte nur noch hinzufügen, dass, wenn Meyer »die Erweiterung und Metamorphose der Gonadenhöhlen in Segmentaltheile der secundären Leibeshöhle« dadurch erklären will, dass der Chylus aus dem Parenchym in sie zur Ernährung der sich daselbst bildenden Genitalproducte eindringt (pag. 315), es sich doch fragt, woher er weiß, dass im Cölom dieselbe Flüssigkeit steckt, wie in der primären Leibeshöhle und den Blutgefäßen. Dies muss erst bewiesen werden.

Die Arbeit Ziegler's hat für mich das wesentliche Interesse, dass der Autor, ohne die Auseinandersetzungen in meiner russischen ein Jahr früher erschienenen Arbeit zu kennen, zu sehr ähnlichen, wenn nicht identischen Anschauungen über die Bedeutung des Cöloms

gekommen ist. Seine Arbeit enthält 1) eine genaue und ausführliche Bestimmung dessen, was man morphologisch als secundäre Leibeshöhle oder Cölom zu verstehen hat — eine durchaus nicht unnöthige Definition, wenn man die Unklarheit und Ungenauigkeit in der Trennung des Cöloms vom lymphatischen Systeme, dem Blutgefäßsysteme und überhaupt von der »primären Leibeshöhle« in Betracht zieht, die bis jetzt noch hin und wieder sowohl in speciellen Arbeiten, als auch in Lehrbüchern auftritt (die französischen Autoren sprechen häufig von einer cavité coelomique des Insectes, während die Körperhöhle der Insecten doch kein Cölom ist); 2) giebt Ziegler eine ausführliche Beschreibung des heutigen Standes unserer Kenntnisse vom Charakter und der Bedeutung der Körperhöhle aller der Metazoen, wo eine solche überhaupt beobachtet wurde.

In dieser Übersicht finden sich unter Anderem Hinweise und Gedanken ganz ähnlich denen, die ich geäußert habe. So weist auch Ziegler auf die Bedeutung der Experimente Kowalevsky's über die Excretionsorgane der Wirbellosen für die Bestimmung des morphologischen Charakters dieser Organe hin, indem er die Ähnlichkeit der Function der Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten und des Endsäckchens (Antennen- und Schalendrüse) der Crustaceen durch ihren gemeinsamen Ursprung als Überbleibsel des Cöloms erklärt, was ich schon 1892 ausgesprochen habe (s. oben pag. 210). Auch er vergleicht die nephridialen Excretionsorgane der Arachniden und Crustaceen (Coxal-, Antennen- und Schalendrüsen) mit den Nephridien von *Peripatus*, das Endsäckchen der ersteren mit dem Reste der Cölomblase, in die sich das Nephridium von *P.* öffnet. Am Schlusse seiner Arbeit geht Ziegler zu den Theorien über die Bedeutung und Entstehung des Cöloms bei den Metazoen über und setzt nach einer Erörterung der Enterocöltheorie der Gebrüder Hertwig und der Theorie von Hatschek, Bergh und E. Meyer seine eigene Theorie aus einander. Diese Nephrocöltheorie lautet folgendermaßen: »Die dritte Möglichkeit ist die, dass die secundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Excretionsorgan war, bestehend aus einem Bläschen (Nephrocöl) und einem Ausführungsgang (Nephridium).« .... »Dieses Excretionsorgan stammte nicht von einem Urdarmdivertikel ab, sondern war auf irgend eine andere Art entstanden, vielleicht aus einem Protonephridium. Der excretorischen Function wegen gewann das Bläschen enge Beziehungen zu den Muskeln und zu den Genitalorganen. Daher dehnte sich das Bläschen beträchtlich aus, berührte die

Gonade und bildete eine Communication mit ihr, worauf die Ausfuhr der Genitalzellen durch das Nephridium der secundären Leibeshöhle erfolgen konnte. Bei der großen Ausdehnung der Blase kamen Organe in ihre Wand zu liegen, die ursprünglich nur benachbart lagen, so Theile der Körpermusculatur oder die Gonade selbst« (pag. 75).

Die Ähnlichkeit dieser Theorie mit meinen Anschauungen liegt auf der Hand. Natürlich habe ich nicht die geringste Prätension, dem verdienstvollen Forscher einen Vorwurf aus der Unkenntnis meiner Arbeit zu machen, die in einer ihm fremden Sprache publicirt worden ist, eben so wenig etwaige Prioritätsrechte zu reclamiren, nur bedauere ich, dass die Arbeit ZIEGLER's früher erschienen ist, als ich meine Ansichten, die eine solche Stütze in dieser Arbeit fanden, in einer der westeuropäischen Sprachen publiciren konnte.

In einer Hinsicht jedoch herrscht zwischen mir und ZIEGLER ein wesentlicher Unterschied. ZIEGLER spricht fortwährend nur von der Phylogenese des Cöloms, sagt, dass es aus Excretionsorganen entstanden ist, und bemerkt ausdrücklich, dass dies wohl kaum durch die Embryologie entschieden werden könne. Ich glaube im Gegentheil, dass gerade in der Embryogenese der jetzt lebenden Thiere da, wo die Bildung des Cöloms beobachtet wird (unabhängig von der Entwicklung der Blutgefäße oder parallel damit), diese in engster Verbindung mit der Excretion steht, mit der Anhäufung von Zerfallproducten im Embryo, die ihren Ausdruck gerade in der Bildung des Cöloms findet, als eines Reservoirs für die zeitweilige Anhäufung und Fortschaffung dieser Producte. Als Grundlage dieser Anschauung dienen sowohl meine Beobachtungen über die Entwicklung des Cöloms bei den Cephalopoden, als auch die charakteristischen Erscheinungen bei anderen Mollusken, bei Arthropoden und Vertebraten. Besonders die Entwicklung des Cöloms bei Vertebraten spricht, wie mir scheint, deutlich für dessen excretorische Natur im Embryo.

Bei den Vertebraten erreicht das Cölom zu Beginn der Entwicklung einen bedeutenden Umfang, der später, bei der Bildung der definitiven Excretionsorgane, immer mehr abnimmt, bis es endlich in so fern rudimentär wird, als es von den hineinwachsenden Organen bis zum Verluste des Lumens eingeengt wird (Ventralhöhle, Pleuropericardialhöhle der höheren Wirbelthiere). Die Excretionsorgane (Vorniere, Urniere) bestehen aus Röhren, die weit mit der Körperhöhle communiciren, folglich wie Metanephridien

gebaut sind; die Canälchen der Urniere selbst sind nur Theile des Cöloms, die früher zur Verbindung der Ursegmente und Seitenplatten dienten (bei den Selachiern und Amnioten), und ihre Verbindung mit der Körperhöhle bleibt bei den Selachiern, Gymnophionen und Urodelen zeitlebens bestehen.

Alle diese Eigenthümlichkeiten, die auf die Ähnlichkeit des Cöloms im Embryo der Wirbelthiere mit dem der Anneliden und Mollusken hinweisen, sind ein Grund dafür, ihm dieselbe Function zuzuschreiben. Ein besonderer Hinweis auf seine excretorische Bedeutung liegt aber in seinen Beziehungen zum Blutgefäßsystem. Die Canälchen der Urniere (Mesonephros) treten in enge Verbindung mit den Blutgefäßen durch die Bildung der Malpighischen Körper, einer napfförmigen Ausstülpung des Canälchens, in die eine Arterie eindringt, sich dicht verflicht und so den Glomerulus bildet. Beim Pronephros (Vorniere) hingegen entsteht der Glomerulus nicht in der Wand des Canälchens, sondern direct in der Wand des Cöloms selbst, an den Seiten des ventralen Mesenteriums, den inneren Öffnungen der Pronephros-Canälchen gegenüber. Die excretorische Bedeutung dieses Geflechtes von Blutgefäßen, das die Wand der Körperhöhle vor sich her treibt, unterliegt keinem Zweifel, da der Bau der Malpighischen Körper der Nieren identisch ist. In diesem Falle aber muss die Excretion aus dem Blute in das Cölom vor sich gehen, und erst später treten die Excrete in die sich in die Körperhöhle öffnenden Canäle des Pronephros ein. In frühen Stadien, wenn sich ein functionirender Pronephros bildet, ist das Cölom gleichsam eine Instanz zwischen dem Blutgefäßsystem (Glomerulus), das Stoffe ausscheidet, und den Canälchen, die zu ihrer endgültigen Entfernung dienen. Dieselbe Stellung nimmt bei den erwachsenen Anneliden das Cölom zwischen den Chloragogenzellen (Peritoneal- oder Pericardialdrüsen) und den Nephridien ein.

Die Bildung des Glomerulus im Pronephros und Mesonephros hat interessante Analogien bei den Wirbellosen[1]. Sie hat den

[1] Dass das Cölom der Wirbelthiere eine excretorische Bedeutung habe, wurde öfters ausgesprochen. So zog M. Nussbaum (Über die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. in: Z. Anzeiger 3. Jahrg. 1880) aus der Entdeckung, dass bei den Anuren die Nephrostomen in der Larve mit dem Halse des Harncanals verbunden sind, später sich aber davon trennen und in Verbindung mit den Venen der Niere treten, folgenden Schluss: »bei den Anuren ist zur Zeit der functionirenden Vorniere und während des Zusammenhangs der Wimpertrichter mit dem Halse der Urnierencanäle die Bauchhöhle wie bei den erwachsenen Urodelen ein Excretionsapparat, da die in ihr ent-

Zweck, durch außerordentliche Vergrößerung der Zahl der Gefäße auf einem kleinen Gebiete des Cöloms die Canälchen der Urniere als Derivate desselben betrachtet die Berührungsfläche zweier Höhlen voll Flüssigkeit, der Blut- und der Cölomhöhle, zu vergrößern und dadurch den Stoffwechsel zu erleichtern: sie hätte gar keinen Sinn, wenn die beiden Flüssigkeiten identisch wären. Und wirklich finden wir auch bei den Wirbellosen viele Anpassungen, die die Berührung zwischen Blut- und Excretionshöhle erleichtern: so das Eindringen blinder Zweige der Nephridialcanäle in die Blutgefäße bei den Nemertinen, die Bildung der Pericardialdrüsen bei den Mollusken überhaupt und der Venenanhänge bei den Cephalopoden: überall sind es zahlreiche Wucherungen des Excretionssystems in die Höhlen des Blutgefäßsystems oder umgekehrt. Und gerade bei den Pericardialdrüsen und Venenanhängen handelt es sich um die Vergrößerung der Berührung zwischen Blutgefäßsystem und Cölom und seinen zweifellos excretorischen Derivaten. Den Glomerulus der Vorniere kann man physiologisch mit den blinden Auswüchsen der Nephridien in das

---

haltene Flüssigkeit durch die Wolffschen Gänge, die späteren Ureteren, nach außen abgeführt wird... Es vollzieht sich demgemäß im Lauf der Entwicklung bei den anuren Batrachiern ein gewaltiger Functionswechsel der Bauchhöhle«. Den Unterschied im Verhalten der Niere zu der Bauchhöhle bei Urodelen und Anuren vergleicht Nussbaum mit dem bei den Würmern, wo die Excretionscanälchen in dem einen Falle blind sind, im anderen sich in die Körperhöhle öffnen. Zugleich aber lässt er den Inhalt der Bauchhöhle ein »sicher lymphähnliches Exsudat« sein, dessen Aufgabe, in das Blut zurückzukehren, bei den Anuren durch die secundäre Vereinigung der Nephrostomen mit den Venen erleichtert werde. Somit waren seine damaligen Anschauungen in dieser Hinsicht nicht präcis genug. Nach van Wijhe Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: Arch. Mikr. Anat. 33. Bd. 1889 sind »Anneliden und Vertebraten segmentirte Thiere, deren Cölomepithel ursprünglich excretorische Function besaß«. In letzter Zeit kam Bles On the openings in the wall of the body cavity of Vertebrates, in: Proc. R. Soc. London Vol. 62 1897, indem er die Existenz der Pori abdominales bei den Wirbelthieren mit dem Mangel oder Vorhandensein der Nephrostomen zusammenstellt, zu dem Schlusse, dass, wo eine Verbindung zwischen der Körperhöhle und der Außenwelt existirt, diese Höhle stets excretorisch fungirt. Desswegen glaubt er, wie auch Nussbaum, dass »the body cavity of Fishes and the lower Amphibia it to a great extent an excretory organ, as it certainly is in the early stages of the development of almost all Vertebrates«. Bei den Anuren ist das Cölom »become less an excretory organ and more a lymph reservoir«: bei den höheren Wirbelthieren vergrößert sich seine Verbindung mit dem lymphatischen Systeme pag. 243—246. Diese Anschauung über die Bedeutung der Körperhöhle bei den Wirbelthieren hat auch Wiedersheim in der 4. Auflage seines Grundrisses 1898 angenommen.

Blutgefäßsystem bei den Nemertinen oder mit den Venenanhängen bei den Cephalopoden vergleichen, und dies macht denn auch die Bedeutung des Cöloms der Wirbelthierembryonen als einer Excretionshöhle zweifellos.

Mit der Entwicklung der Malpighischen Körper scheint die Verkleinerung des Cöloms im Vertebratenembryo im Verhältnis zu stehen. Denn anfänglich ist sie geräumig, und die Nephrostomen dienen zur Entfernung der in ihr enthaltenen Flüssigkeit. Die Bildung der Malpighischen Körper aber in den Canälchen des Meso- und Metanephros (der definitiven Niere) erlaubt einem starken Blutstrome, mit der excretorischen Oberfläche in Berührung zu treten, und das Cölom fällt zusammen und verkleinert sich. Jedoch mag da, wo die Nieren auch im erwachsenen Thiere offen durch Nephrostomen mit der Bauchhöhle communiciren (bei einem Theile der Fische und Amphibien), letztere ihre excretorische Natur beibehalten; dies gilt auch da, wo die Bauchhöhle sich direct durch den Porus abdominalis nach außen öffnet (analog communicirt bei den Anneliden das Cölom mit der Außenwelt sowohl durch die Nephridien, als auch direct durch die Poren in der Körperwand, so bei den Oligochäten). Erst wenn die Niere sich ganz von der Körperhöhle emancipirt und die gesammte Excretion durch ihre Harncanäle und Malpighischen Körper ausführt, erst dann verliert das Cölom der Wirbelthiere endgültig seine primäre excretorische Bedeutung; so bei den Anuren und Amnioten, mit Ausschluss vielleicht einiger Schildkröten und Crocodile. Indem es jede Verbindung mit der Außenwelt verliert, erleidet das Cölom der höheren Vertebraten zugleich einen charakteristischen Functionswechsel, d. h. es tritt in Verbindung mit den Lymphgefäßen (Nussbaum, Bles).

Diese von mir und von Ziegler entwickelte physiologische Theorie des Cöloms wirft auch ein ganz neues Licht auf die wichtigen anatomischen Unterschiede zwischen den zwei charakteristischen Typen der Excretionsorgane der Thiere, den Proto- und den Metanephridien. Ein Protonephridium ist bekanntlich ein einfacher oder verzweigter Canal, der sich nach außen öffnet, innen hingegen geschlossen ist und hier mit einer oder mehreren Zellen endet, die gewöhnlich ein Büschel wimpernder Geißeln tragen. So sind die Excretionsorgane der Plattwürmer, Nemertinen, endoprocten Bryozoen, Anneliden- und Molluskenlarven (ihre »Urniere«) beschaffen. Die Metanephridien sind Canäle, die sowohl nach außen als nach innen offen sind, hier gewöhnlich (mit Ausnahme der Arthro-

poden) durch einen Wimpertrichter. Unter diesen Typus lassen sich die Excretionsorgane der erwachsenen Anneliden, der Mollusken und (zum Theil) Wirbelthiere unterbringen; eben so die von *Peripatus*, der Crustaceen, Arachniden (Schalen-, Antennen- und Coxaldrüsen). Mein Standpunkt liefert nun für den Unterschied zwischen beiden Typen eine einfache Erklärung. Die Protonephridien liegen nämlich mit ihrem inneren Ende in der primären Leibeshöhle, die mit der Nährflüssigkeit des Organismus angefüllt ist, und werden von dieser Flüssigkeit resp. vom Blute bespült. Dieser für den Organismus so nothwendige Liquor hat keinen directen Weg nach außen. Die Zelle, die das Protonephridium proximal schließt, spielt die Rolle einer Drüsenzelle: durch sie werden die im Blute aufgespeicherten Excrete filtrirt. Im Gegensatz dazu liegen die Metanephridien mit ihrem inneren Ende in der secundären Leibeshöhle (Cölom): in dieser häufen sich nach meiner Ansicht die Excrete an, und die Metanephridien gewähren ihnen durch ihre weite Öffnung einen directen Ausweg[1]. Durch das Protonephridium wird das Blut filtrirt; durch das Metanephridium der Inhalt des Cöloms, der selbst schon einen excretorischen Charakter trägt, nach außen entleert. Im letzteren Falle wird das Blut an der Berührungsfläche der Bluthöhle mit dem Cölom filtrirt, nämlich durch die epithelialen drüsigen oder excretorischen Gebilde: die Chloragogenzellen, die Peritoneal- und Pericardialdrüsen, die Malpighischen Körper (Glomeruli des Pronephros) etc. Diese Erklärung ergiebt sich eigentlich von selbst aus der Annahme der excretorischen Natur des Cöloms; aber weder ich habe sie in all ihrer Einfachheit erkannt, als ich das letzte Capitel meiner Arbeit schrieb, noch weist Ziegler darauf hin. Mir kamen diese Gedanken später, und ich entwickelte sie erst im Herbst 1898 in Vorträgen vor der Petersburger Naturforschergesellschaft und Moskauer Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft.

Wenn das Cölom, das beim Embryo gut entwickelt ist, später atrophirt, so sind die nephridialen Excretionsorgane geschlossen; hierher gehören die Excretionsdrüsen der Crustaceen und Arachniden, deren Endsäckchen ein Überbleibsel des Cöloms ist, in das

[1] Demzufolge wäre die nutritive Bedeutung der Cölomflüssigkeit bei Anneliden (nämlich was die Entwicklung der Geschlechtszellen betrifft) vielleicht als eine secundäre Anpassung aufzufassen; so sehen wir z. B. bei den Daphniden, dass sich eiweißhaltige Flüssigkeit für die Ernährung des Embryos selbst außerhalb desselben, im sog. Brutraum ansammeln kann.

sich also auch hier die Nephridien öffnen. Die Filtration des Blutes in einem solchen Endsäckchen geschieht immerhin in das Cölom. Eben so sehen wir in der Entwicklung der 3 Excretionssysteme bei den Wirbelthieren — Pro-, Meso- und Metanephros — gleichsam eine Rückkehr vom Cölom und den sich darin öffnenden Metanephridien (Pro- und Mesonephros) zu den Protonephridien, die das Blut direct durch die Malphighischen Körper und die Wandungen der Röhren filtriren. Der Unterschied zwischen den Protonephridien, z. B. der Planarien, und dem Metanephros eines Wirbelthieres besteht darin, dass jene ein reich verzweigtes Netz innen geschlossener Canäle bilden, die sich zwischen allen Organen verbreiten und die Excrete direct an ihrem Bildungsorte aufnehmen. Beim Metanephros sind die Canälchen aber zu einer compacten Masse vereinigt und werden reich von Blutgefäßen durchsetzt, wobei in jedem Canälchen das Blutgefäß ein besonders großes Berührungsfeld durch das Malpighische Körperchen bildet. Dieser Unterschied zwischen den Turbellarien und Wirbelthieren wird augenscheinlich durch die Entwicklung des Blutgefäßsystems und seinen Bewegungsmechanismus bedingt, der die Sammlung von Excreten am Orte ihrer Bildung unnütz macht und das ganze Blut mit seinen Zerfallproducten durch den filtrirenden Apparat — die Niere — treibt.

Andererseits kann sich auch das Protonephridium im Baue dem Metanephridium nähern. Als Beispiel diene die Urniere bei *Limax*, die Meisenheimer ausgezeichnet untersucht hat (Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. 2. Th. in: Zeit. Wiss. Z. 63. Bd. 1898). Hier bilden die Urnieren gleichfalls Röhren, die innen geschlossen sind, aber nicht durch eine Zelle, wie bei den Platoden, sondern durch mehrere mit einander verbundene Zellen, die lange Wimperhaare tragen und am proximalen Ende der Urniere eine Kappe oder Blase bilden. In dieser Form hat die Urniere von *Limax* — ein typisches Protonephridium — schon einige Ähnlichkeit mit der Antennen- oder Coxaldrüse, die gleichfalls innen mit einem allerdings wimperlosen Säckchen abschließt, folglich mit einem reducirten Metanephridium.

Der Bau der Urniere von *Limax* kann als schöne Illustration der hypothetischen Entwicklungsweise des Metanephridiums und Cöloms aus dem Protonephridium dienen, wovon Ziegler spricht. Stellt man sich ihre Kappe aus Wimperzellen vergrößert vor, so erhält man das Endbläschen des Metanephridiums der Arthropoden, den Cölomsack. Nun aber halte ich es für überflüssig, zu dieser

Hypothese, gleichwie zu der oben pag. 214 ausgedrückten Annahme von der Möglichkeit einer Entwicklung des Cöloms aus den großen Längscanälen der Excretionsorgane bei den Plattwürmern und Nemertinen zu greifen. Mir erscheint als die wahrscheinlichste Entwicklungsart des Cöloms die, welche sich factisch meist im Embryo der Anneliden, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten mit Ausschluss von *Amphioxus*) beobachten lässt; nämlich die Ursache zur Bildung des Cöloms ist die Ansammlung von Excretionsflüssigkeit im compacten embryonalen Mesoderm. Die dieser Ansammlung benachbarten Zellen werden zu einem Endothel oder Epithel und bilden die Auskleidung des Cöloms, die so charakteristisch dafür ist und zum Abschluss und zur Verhütung der Vermischung der beiden Flüssigkeiten im Körper dient: der Nährflüssigkeit (Lymphe, Blut) in der primären Leibeshöhle und den daraus entstandenen Blutgefäßen, und der excretorischen im Cölom. Mit der Bildung der Nephridien wird der Flüssigkeit im Cölom der Weg nach außen eröffnet, und später bildet sich an den Berührungsflächen der Bluthöhle mit dem Cölom ein Organsystem zur besseren Reinigung und Filtration des Blutes. Mir scheint es somit, dass die Entwicklung des Cöloms und der Metanephridien unabhängig von den Protonephridien vor sich gehen konnte, wie dies auch jetzt noch, z. B. im Embryo der Anneliden und Mollusken, geschieht.

Somit kann man für die Hauptgruppen der Thierwelt folgendes Schema der allmählichen Entwicklung der Excretionsorgane aufstellen:

1) Organismen ohne Blutkreislauf und Körperhöhle: Excretion durch Canalisation des Organismus. Hierher gehören vor Allem die Platoden. Bei ihnen genügen (im Gegensatz zu den Cölenteraten) die epithelialen Flächen des Körpers im Verhältnis zu seiner Masse nicht für die Entleerung der Excrete. Alle Organe liegen in einem Mesenchym, in dem die Flüssigkeit gar nicht oder nur ungenügend circulirt. In Folge dessen häufen sich die Excrete jeder Zelle um sie herum an. Zur Verhütung einer solchen Selbstvergiftung ist der Plattwurm so zu sagen drainirt, nämlich von einem Netze von Canälen durchzogen, das die Excrete der Gewebe aufsammelt und entfernt. Die dünnsten Verästelungen dieser Canäle enden blind mit Zellen, welche die Excrete aufsaugen und in die Canäle leiten. Dieses Excretionssystem könnte man decentralisirt nennen.

Das System der innen geschlossenen Excretionscanäle, die durch die Thätigkeit ihrer Zellen die Excrete aus den Räumen zwischen

den Geweben (Platoden) oder aus der primären Körperhöhle (endoprocte Bryozoen, Rotatorien, Anneliden- und Molluskenlarven) aufnehmen, bildet die Protonephridien.

2) Organismen mit Blutgefäßsystem und besonderer Höhle oder Höhlen, in denen sich Wasser und die aus dem Blute ausgeschiedenen Excrete anhäufen — secundäre Leibeshöhle, Cölom. Am vollständigsten ist dieser Typus bei den Anneliden und den Embryonen der Arthropoden, Mollusken, Vertebraten ausgeprägt. An der Berührungsfläche der Ernährungs- und Excretionshöhle bilden sich Anpassungen zum leichteren Übergang der Excrete aus dem Blute in das Cölom: Drüsenepithel, Faltenbildung (Pericardialdrüsen), starke Vascularisirung (Glomerulus des Pronephros). Zur Entfernung der Excrete aus dem Cölom dienen die Metanephridien, d. h. Röhren, die einerseits offen mit dem Cölom communiciren, andererseits einzeln oder durch einen gemeinsamen Gang nach außen münden. Am besten sind die Metanephridien bei den Anneliden, Mollusken und den Embryonen der Wirbelthiere entwickelt[1].

3) Die Nephridialröhren, die zur Ableitung der Excrete aus dem Cölom dienen, nehmen auch selbst durch ihre Wände an der Excretion Theil; man kann einen Unterschied (Arbeitstheilung) zwischen der Function der Canäle und der drüsigen Wände des Cöloms constatiren. Dieses 3. Stadium der Excretionsorgane wird erreicht, wenn beim 2. Typus der Excretionscanal (Metanephridium) das Übergewicht über das Cölom erlangt und die Function des Cöloms zurückdrängt. Dies wird durch die Vermehrung und Vergrößerung der Nephridialcanäle, die Entwicklung von Drüsenepithel und die stärkere Vascularisation der Canäle erreicht. Beide letztere Vorgänge kommen

[1] Sehr eigenthümlich sind die Excretionsorgane der Nemertinen nach Bürger (Fauna Flora Golf. Neapel 1895): sie bestehen aus verzweigten, innen geschlossenen Röhren — folglich sind es Protonephridien, wie bei den Platoden. Aber die Nemertinen haben ein Blutgefäßsystem — und das ändert sogleich den Bau der Protonephridien: sie sind nicht mehr über den ganzen Körper verstreut, sondern liegen nur vorn und begleiten die Seitengefäße; ihre blinden Zweige, die wie bei den Platoden mit Wimperzellen enden, liegen den Blutgefäßen an oder stülpen sich in sie ein. Und während bei den Platoden die Protonephridien durch ihre Endzellen die Excrete direct aus den Geweben sammeln, häufen sich bei den Nemertinen, trotz desselben principiellen Baues des Excretionssystems, die Excrete zuerst im Blute an und werden erst dann durch Protonephridien ausgeschieden. Die Höhle der Nephridialcanäle der Nemertinen entspricht physiologisch dem Cölom der Anneliden, die Excretionszellen spielen die Rolle von Chloragogenzellen. Die Ähnlichkeit wird noch auffälliger, wenn wir zum Vergleich *Clepsine* heranziehen, wo das Cölom verzweigte Canäle bildet.

schon in den Metanephridien der Anneliden vor. Bei den höheren Metazoen aber beobachtet man im Verein damit eine Reduction der eigentlichen Excretionshöhle oder des Cöloms. Den Anneliden am nächsten stehen in dieser Hinsicht die Mollusken mit ihren Pericardialdrüsen, ihrem Cölom (Pericard) und ihren Nephridien (Nieren). Bei den Arthropoden (Crustaceen, besonders Arachniden) entwickelt sich das Cölom im Embryo typisch; jedoch entsteht dabei und wird relativ groß nur ein Nephridienpaar als sehr lange, zu einem Knäuel aufgerollte Röhren mit drüsigem Excretionsepithel (Antennendrüsen, Coxaldrüsen); in Verbindung mit diesen Röhren persistirt ein Rest des Cöloms des betreffenden Segmentes, während das ganze übrige Cölom atrophirt[1]. Bei den Embryonen der Wirbelthiere bildet sich ein typisches excretorisches Cölom mit Metanephridien. Darauf nehmen die Canäle der letzteren an Zahl zu und vascularisiren sich durch Bildung von Malpighischen Körpern bedeutend. Das Blut, das die Nephridialcanäle bespült, wird in ihnen selbst gereinigt; dies führt vor Allem eine Verkleinerung des Cöloms und endlich seine völlige Ablösung vom Excretionsapparat nach sich. So lange das Cölom seine Verbindung mit den Nierencanälen durch die Nephrostomen noch bewahrt, oder seine secundäre Verbindung mit der Außenwelt durch die Pori abdominales existirt, verliert es noch nicht vollständig seine excretorische Natur. Bei den meisten Wirbelthieren hingegen wechselt es in charakteristischer Weise seine Function, indem es nachträglich sich mit dem Lymphapparat, d. h. mit der primären Leibeshöhle, verbindet. Besonders deutlich wird dieser Übergang bei den Anuren, wo die inneren Öffnungen der Harncanäle (Nephrostomen) in der Larve noch mit der Leibeshöhle communiciren, später

---

[1] Das Endsäckchen der Crustaceen lässt sich als Rudiment des Cöloms bis jetzt nur vergleichend anatomisch betrachten; embryologische Beweise für diese Ansicht fehlen noch. Um so mehr Beachtung verdient die Angabe von Maupas (Sur le *Belisarius Vigueri*, nouveau Copépode d'eau douce. in: Compt. Rend. Tome 115 1892), wonach bei einem Copepoden die Schalendrüse innen mit einem Wimpertrichter endet (s'évase en un large entonnoir dans lequel un appareil vibratoire oscille rapidement). Der Autor selbst sieht dies als Beweis für den nephridialen Charakter der Excretionsdrüse der Crustaceen an. Vielleicht haben wir wirklich hier einen Bau ähnlich dem der Nephridien von *Peripatus*. Das Sonderbarste an dieser Beobachtung aber — wenn sie richtig ist — wäre (was der Autor selbst nicht erwähnt), dass hier, so weit ich weiß, zum 1. Male typisches Wimperepithel bei den Arthropoden vorläge. Dies ist so neu und unerwartet, dass wir trotz dem Namen von Maupas unwillkürlich uns hiergegen vorsichtig verhalten müssen.

dagegen sich von den Harncanälen trennen und sich in die Nierenvenen öffnen (Nussbaum). Der Inhalt der Bauchhöhle, der anfänglich durch die Nephrostomen nach außen abfloss, kehrt jetzt mit ihrer Hilfe in das Blutgefäßsystem zurück, wie es der Inhalt der Lymphräume thut.

Dies allgemeine vergleichend-anatomische Schema der Excretionsorgane bei den Thieren hat natürlich keine absolute Bedeutung; es giebt Gruppen, wo die Ausscheidung der Excrete auf anderen Wegen erfolgt. In einigen Fällen bestehen Excretionsorgane sui generis, z. B. die riesigen Zellen der Seitenlinie von *Ascaris*, die übrigens vielleicht nur veränderte Protonephridien sind. Bei anderen atrophirt das Excretionssystem, nachdem es sich nach einem der angeführten Typen angelegt hat, und wird von secundären Organen ersetzt; so bei den Insecten, wo die Cölomhöhlen des Embryos atrophiren, bevor sie noch Nephridialorgane gebildet haben, und Derivate des Darmes (Malpighische Gefäße) an ihre Stelle treten. Für die meisten Metazoen aber ist das obige Schema charakteristisch.

Ich will noch hinzufügen, dass dieses Schema durchaus keine phylogenetische Bedeutung hat. Ich sehe keine Gründe dafür, wesswegen Protonephridien, Cölom und Metanephridien bei der Gleichheit der physiologischen Processe aller Thiere sich nicht selbständig und in jedem Typus unabhängig entwickelt haben könnten. Schlüsse über die gegenseitige Verwandtschaft der Thiere auf Grund ihrer Excretionsorgane — denen in den letzten zwei Decennien eine solche Bedeutung beigemessen wurde — zu ziehen, liegt nicht mehr Grund vor, als z. B. auf Grund der Augen. Wenn die Ähnlichkeit im Bau des dioptrischen Apparates des Auges bei den Wirbelthieren und Cephalopoden auf Convergenz beruht, warum könnten Cölom und Nephridien verschiedener Typen von Metazoen nicht auch in jedem Falle selbständig entstanden sein[1]?

1) Wenn wir das Cölom als eine Excretionshöhle betrachten, so erhalten wir eine neue Erklärung für die Ansicht, die zuerst von Bütschli (Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Theils der Metazoen. in: Morph. Jahrb. 8. Bd. 1883) und darauf von Schimkewitsch (Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Thieren. in: Z. Anzeiger 8. Bd. 1885) ausgesprochen wurde, wonach das Herz vieler Thiere in dem Zwischenraum zwischen den Cölomhöhlen ein Rest der primären Leibeshöhle ist. Wenn das Cölom ein Reservoir für die Excrete des Embryos darstellt, so ist es leicht verständlich, dass es an der Bildung des Blutgefäßsystems keinen Antheil nimmt, sondern damit nur im Falle seiner Zerstörung (Arthropoden) in Verbindung tritt.

Litteraturverzeichnis[1].

Beneden, van, Über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei den Säugethieren. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 709.

Bobretzky, 1. Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. in: Arch. Mikr. Anat. 13. Bd. 1877.

—— 2. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 24. Bd. 1877. [Russisch.]

Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. in: Sitz.Ber. Ges. Morph. Phys. München. 8. Bd. 1893; auch: Zellen-Studien. in: Jena Zeit. Naturw. 24. Bd. 1890.

Brauer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. in: Zeit. Wiss. Z. 57. u. 59. Bd. 1894 u. 1895

Brooks, The development of the Squid (*Loligo Pealii*). in: Anniversary Mem. Boston Soc. N. H. 1880.

Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. in: La Cellule Tome 1 1885 pag. 219.

Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. in: Ann. Sc. N. (5) Tome 5 1866.

Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. 1. Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen. in: Bibl. Z. Heft 19 1896.

Davenport, Studies in morphogenesis; on the development of the cerata in *Aeolis*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 24 1893.

Eigenmann, On the precocious segregation of the sex-cells in *Micrometrus aggregatus*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 1891.

Eisig, Monographie der Capitelliden. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr. 1887.

Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. 2. Theil. in: Morph. Jahrb. 17. Bd. 1891.

Faussek, 1. Über den sogenannten »weißen Körper«, sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 12 1893.

Oben pag. 212 habe ich darauf hingewiesen, dass die zeitweilige Anhäufung der Excretionsflüssigkeit in Reservoiren — worauf die Bildung des Cöloms im Embryo der Metazoa coelomata zurückgeführt werden kann — demselben Vorgange bei der Furchung der Pulmonaten und einiger anderer Thiere analog sein mag. Ich kann jetzt noch ein anderes Beispiel anführen, nämlich die Ansammlung von Flüssigkeit in der Blase des Blasenstadiums der Cestoden, die beim *Echinococcus* geradezu enorm wird. Die Flüssigkeit des *Echinococcus* enthält kein Eiweiß, wohl aber Leucin, Tyrosin und giftige Producte des Stoffwechsels, ist also gewiss ein Excret, selbst wenn ihr Producte der Thätigkeit nicht des Parasiten, sondern des Wirthes beigemischt wären.

[1] In dieses Verzeichnis sind die Werke nicht aufgenommen, die im Text bereits vollständig citirt sind.

Faussek, 2. Studien zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Phalangiden. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 22. Bd. 1891. [Russisch.]

Fol, Etudes sur le développement des Mollusques. 3. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. in: Arch. Z. Expér. Tome 8 1879—80.

Girod, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. ibid. Tome 10 1882.

Grenacher, 1. Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874.

—— 2. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. 1. Retina der Cephalopoden. in: Abh. Nat. Ges. Halle 16. Bd. 1884.

Grobben, 1. Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. in: Sitz.Ber. Akad. Wien Math. Nat. Cl. 97. Bd. 1889.

—— 2. Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd. 1884.

Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

Hjort, Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. in: Anat. Anzeiger 10. Bd. 1895, und: Kimbladstudier paa Grundlag af Ascidiernes Udvikling. in: Norske Nordhavs-Exped. 1876—78. 23. Fasc. No. 5 1896.

Hoyle, On a tract of modified epithelium in the embryo of *Sepia*. in: Proc. R. Physic. Soc. Edinburgh Vol. 10 1888—89.

Jatta, Sopra l'organo dell' imbuto nei Cefalopodi. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 7 1893.

Johnson, Amitosis in the embryonal envelopes of the Skorpion. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 22 1891—92.

Joubin, 1. Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 10 1892—93.

—— 2. Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires. Glande salivaire des Céphalopodes. ibid. Tome 5bis 1887—1890.

Kennel, Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* und *Peripatus torquatus*. 2. Theil. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 8. Bd. 1888.

Klaatsch, Zur Kenntnis der Betheiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. in: Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894.

Kölliker, 1. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1843.

—— 2. Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. in: Zeit. Wiss. Z. 40. Bd. 1884.

Korotneff, Die Embryologie der *Gryllotalpa*. ibid. 41. Bd. 1885.

Korschelt, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. in: Festschrift für Leuckart Leipzig 1892.

Kowalevsky, Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.

Kowalevsky & Marion, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 1 1883.

Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monogr. 1884.

Lankester, Observations on the development of Cephalopoda. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15 1875.

Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 58. Bd. 1894.

Maas, Über die erste Differenzirung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. in: Verh. D. Z. Ges. 3. Vers. 1894.

Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd. 1896.

Meyer, 1. Über die Segmental- und Geschlechtsorgane des *Lopadorhynchus*. in: Prot. Biol. Abth. Nat. Ges. Warschau für 1889—90. [Russisch.]

—— 2. Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. in: Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.

—— 3. Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. 1887.

Nussbaum, 1. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. in: Arch. Mikr. Anat. 41. Bd. 1893.

—— 2. Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. ibid. 18. Bd. 1880.

Pedaschenko, Entwicklung des Nervensystems, der Genitalzellen und das Dorsalorgan bei *Lernaea branchialis*. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 27. Bd. 1897. [Russisch.]

Rath, vom, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd. 1895.

Reichenbach, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. in: Abh. Senckenb. Nat. Ges. Frankfurt 1886.

Schalfejeff, Über die Entwicklung von *Limax agrestis* im Ei. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 19. Bd. 1888. [Russisch.]

Schmidt, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. 1. Die Entwicklung des Nervensystems. Dorpat 1891.

Simroth, Über die einfachen Farben im Thierreich. in: Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896.

Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (*Sepia officinalis*). in: Ann. Sc. N. (7) Tome 6 1888.

Vigelius, Über das Excretionssystem der Cephalopoden. in: Niederl. Arch. Z. 5. Bd. 1880.

Wagner, Untersuchungen über die Entwicklung der Arthropoden. Einige Beobachtungen über die Entwicklung von *Neomysis vulgaris*. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 26. Bd. 1896. [Russisch.]

Watase, 1. Studies on Cephalopods. 1. Cleavage of the ovum. in: Journ. Morph. Boston Vol. 4 1891.

—— 2. Observations on the development of Cephalopods. Homology of the germlayers. in: Stud. Biol. Lab. Hopkins Univ. Vol. 4 1887—90.

Wilson, The development of *Manicina areolata*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 2 1889.

Ziegler, 1. Die biologische Bedeutung der amitotischen directen Kerntheilung im Thierreich. in: Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891.

—— 2. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. in: Arch. Mikr. Anat. 30. Bd. 1887.

—— 3. Über das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere. in: Ber. Nat. Ges. Freiburg 8. Bd. 1894.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 6—10.

Wo nicht näher bezeichnet, sind die Abbildungen von *Loligo*.

Tafel 6.

Fig. 1 u. 2. Schematische Darstellung der Entwicklung der Ganglien. 1. Embryo von unten. 2. von der Seite. *g.c.* Kopfganglion, *g.p.* Pedalganglion, *g.v.* Visceralganglion, *Ot* Otocyste, *Inf.* vordere Trichterfalten, *St* Mund.

Fig. 3. Schematische Darstellung der Entwicklung des Blutgefäßsystems und Cöloms auf Querschnitten von hinten nach vorn (A, B, C, D). *D* Dotter, *H.O.* Hoyle's Organ, *Sch.dr.* Schalendrüse, *Mn.* Mantel, *Br.* Kiemen, *Sin.p.* hinterer Blutsinus, *C* Herzanlage, *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *a.c.br.* Anlage der Kiemenarterie und des Kiemenherzens, *Coel.* Cölom, *Int.* Darm. In Fig. B u. C sieht man den Pericardialtheil des Cöloms, der sich in Fig. D (*Coel.P.* mit der Anlage der Nierensäcke oder dem Nierentheil des Cöloms (*Coel.N.*) verbindet.

Fig. 4. Weitere Ausbildung des Blutgefäßsystems und Cöloms in einem wesentlich älteren Embryo, ebenfalls auf Querschnitten von hinten (A) nach vorn. In Fig. A sieht man das hintere Ende der Pericardialhöhle (*P.*), die schon einen weiten Raum zwischen den Blutgefäßen einnimmt. In Fig. B ist sie mit feinen blauen, das hintere Ende der Nierenanlage *N* mit dicken blauen Linien angegeben. In Fig. D sind die Nieren und Pericardialanlagen durch die Kiemenvene von einander getrennt, in Fig. E nach außen von der Kiemenvene durch einen weiten Canal mit einander verbunden, in Fig. F wieder von einander getrennt. Buchstaben wie in der vorhergehenden Figur, außerdem: *P.dr.* Pericardialdrüse, *m.v.* die vom hinteren Blutsinus (Fig. B) austretende Mantelvene, *atr.* Vorhof (Atrium), *a.br.* Kiemenarterie.

Fig. 5. Schematische Sagittalschnitte zur Demonstration der Beziehungen des hinteren Blutsinus zum Pericard in drei Stadien A, B u. C. *D* Dotter, *Sch.dr.* Schalendrüse, *Mn* Mantel, *Sin.p.* hinterer Blutsinus, *Int.* Darm, *v.c.* Hohlvene, *inf.* Trichter, *C* Herz, *P* Pericard, *c.v.* Kiemenherz, *Hep.* Leber, *a.b.* Kiemenarterie, *N* Niere, *G.visc.* Visceralganglion, *Ot* Otocyste, *G.ped.* Pedalganglion. Fig. A ist ein medianer, B und C sind seitliche Sagittalschnitte.

Fig. 6—11 sind Objecte, die mit Picro-Salpeter-Säure conservirt und mit Hämalaun gefärbt wurden.

Fig. 6. Keimscheibe, in der Mitte einschichtig, an der Peripherie bildet sich das Mesoderm (*Mes*); *Ent* Entodermzelle. Vergr. 142.

Fig. 7. Ein Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. *Ent* Entodermzelle, deren Kern schon deformirt wird.

Fig. 8. Hälfte eines Schnittes durch die Keimscheibe, zeigt die Überwachsung der peripherischen Entodermzellen durch den Keimscheibenrand. *Ect.*

einschichtiges Ectoderm im Centrum der Scheibe, *Mes* Mesoderm, *Ent* Entoderm. Vergr. 142.

Fig. 9. Ein Theil desselben Schnittes. Vergr. 305. Der Keimscheibenrand überwächst eine Entodermzelle (*Ent.*).

Fig. 10. Rand der Keimscheibe. *Ent.* Entoderm. Die Keimscheibe hat sich etwas vom Dotter abgelöst, und man sieht um den Dotter die dünne Protoplasmaschicht. Vergr. 305.

Fig. 11. Etwas ältere Keimscheibe. In der Mitte einschichtiges Ectoderm. An der Peripherie das Mesoderm, das sich auf einer Seite vom Dotter abgelöst hat. Die Entodermzellen werden zur Hülle des Dotterorgans. *Dot.k.* Kerne dieser Hülle, also der ehemaligen Entodermzellen. Vergr. 142.

Fig. 12. Ein Theil eines Sagittalschnittes in dem Stadium, das der Bildung der Mitteldarmanlage vorhergeht. *Sch* Schalendrüse. *Mn* kleine Ausstülpung, an deren Stelle sich später die Mantelanlage bildet. Vergr. 142.

Fig. 13. Theil desselben Schnittes (bei Vergr. 305), nämlich die Stelle, wo später die Mitteldarmanlage entsteht. *Mn* Bildungsstelle des Mantels, *Mes* Haufen von Mesodermzellen, *Dot.k.* Kern der Dotterhülle.

Tafel 7.

Fig. 14. Sagittalschnitt durch einen Embryo im Stadium der Anlage des Mitteldarmes. *St* Stomodäum, *Sch* Schalendrüse, *Mn* Mantel, *D.a* Zellen des Mitteldarmes. Vergr. 142.

Fig. 15. Theil desselben Schnittes bei Vergr. 305. *Mn* Mantelanlage, *D.a* Mitteldarmanlage, *D.k.* Kern der Dotterhülle.

Fig. 16 und 17. Bildung des Mitteldarmes. Sagittalschnitte. *Mn* Mantel, *D.a* Anlage des Mitteldarmes, *D.k.* Kerne der Dotterhülle. Vergr. 305.

Fig. 18. Späteres Stadium. Sagittalschnitt. *Mn* Mantel, *D.a.* Mitteldarmanlage. Vergr. 305.

Fig. 19. Mitteldarmbildung. Sagittalschnitt. *Sch* Schalendrüse, *Mn* Mantel, *D.a.* Anlage von Mitteldarm und Tintenbeutel *tb*, *a* Anus. Vergr. 142.

Fig. 20. Schematischer Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos hinter dem Mund zur Zeit der Bildung der Kopfganglien. *Oc* Auge, *Ect.pl.* Ectodermverdickung der Kopflappen, von der sich das Cerebralganglion entwickelt. Vergr. 142.

Fig. 21. Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos zur Zeit der Entwicklung der Cerebralganglien. *St* Stelle der Einstülpung des Vorderdarmes, *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens. *Cerebr.g.* Anlage des Cerebralganglions. Vergr. 142.

Fig. 22. Ein Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. *Ect.pl.* Ectodermverdickung, *Cerebr.g.* Anlage des Cerebralganglions, *D.k.* Kern der Dotterhülle in Theilung.

Fig. 23. Etwas schräger Querschnitt durch den Kopf. *St* Vorderdarm. *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Oc* Auge, *Cerebr.g.* Cerebralganglion. Vergr. 142.

Fig. 24. Unterer Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. Verbindung des Kopfganglions (*cerebr.g.*) mit der Ectodermverdickung des Kopflappens (*Ect.pl.*).

Fig. 25 und 26. Querschnitte durch die Bildungsstelle des Pedalganglions.

Fig. 25 näher zur Otocyste als Fig. 26. *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Ped.g.* Pedalganglion, *V.Tr.* vordere Trichterfalte, *Oc* Auge. Vergr. 142.

Fig. 27. Querschnitt durch die Stelle, wo die Anlage des Pedalganglions dem Vorderrand der Otocyste anliegt. In *Ot* sieht man einige Zellen der tangential getroffenen Vorderwand der Otocyste. *Ped.g.* das von der Ectodermverdickung des Kopflappens sich ablösende Pedalganglion. Vergr. 142.

Fig. 28. Ein Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. Dieselben Buchstaben.

Fig. 29. Schematisirter Querschnitt eines noch älteren Embryos. Der Schnitt ist etwas schräg, so dass er das Auge (*Oc*) und die Anlage eines Armes (*Br*) zeigt. *St* Stomodäum, *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Cerebr.g.* Cerebralganglion, *Ped.g.* Pedalganglion. Vergr. 142.

Fig. 30 und 31. Zwei Sagittalschnitte (ein dazwischenliegender ist weggelassen durch die Anlage der Otocyste (*Ot*) und des Visceralganglions (*visc.g.*). Zellenproliferation des Ectoderms gleich hinter der Otocyste; Abspaltung eines Zellenstreifens von der Ectodermverdickung. Vergr. 305.

Tafel 8.

Fig. 32. Dasselbe, etwas später. Anlage des Visceralganglions als Zellhaufen unmittelbar hinter der Otocyste und als dünner sich vom Ectoderm abspaltender Zellstreifen. Vergr. 305.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch das Visceralganglion in späterem Stadium; der Schnitt hat die hintere Trichterfalte mit darin liegenden Haufen von Mesodermzellen (*Mes*) getroffen. *Ot* Otocyste, *Visc.g.* Visceralganglion. Vergr. 71.

Fig. 34. Sagittalschnitt nach außen von der Otocyste, zeigt die Verbindung des Visceralganglions mit dem Pedalganglion (*Ped.g.*). *Ot* die etwa angeschnittene Otocystenwand, worüber das Pedalganglion sich mit dem Visceralganglion (*Visc.g.*) vereinigt, *Inf.* Trichter (hintere Trichterfalte). Vergr. 71.

Fig. 35. Visceralganglion in einem späteren Stadium. Sagittalschnitt. Das Ganglion wird kürzer und wandert auf die obere Seite der Otocyste. *Inf.* Trichter. Vergr. 71.

Fig. 36. Noch etwas späteres Stadium. *n, n* die zu Nerven werdenden Auswüchse des Visceralganglions. Vergr. 71.

Fig. 37. Ein noch späteres Stadium. Visceralganglion mit seinen Nerven. *n.v.* Visceralnerv, *n.p.i.* hinterer Trichternerv, *H* Leber. Vergr. 71.

Fig. 38. Einer von den äußersten Sagittalschnitten, geht durch den Kopf und den seitlichen Theil des Trichters, hat den Körper aber nur eben getroffen. *Ot* angeschnittene Otocyste, *g.v.* Visceralganglion. *Ect.* Zellstreifen von ihm zur äußeren Ectodermverdickung, *Ect'* Ectodermverdickung an der dem Trichter zugewandten Kopfseite. Vergr. 71.

Fig. 39, 40, 41. Querschnitte durch den Embryo während der Entwicklung des Blutgefäßsystems und Cöloms. Fig. 39 näher zum hinteren Körperende, Fig. 40 u. 41 in der Darmgegend. *Sin.post* hinterer Blutsinus, *Hoyl.org.* Hoyle's Organ, *Mn* Mantelanlage, *Dot.* und *D.* Dotter, *Br*

Kiemen, *V.C* Schenkel der Hohlvene, *C.v.* Kiemenherz, *C* Herzanlage, *Coel.peric.* oder *Coel.p.* Pericardialtheil, *Coel.N.* Nierentheil des Cöloms, *Int.* Darm. Vergr. 71.

Fig. 42 und 43. Querschnitte durch einen bedeutend älteren Embryo, Fig. 42 weiter hinten als Fig. 43. *Sch.dr.* Schalendrüse, *D* Dotter, *Mn* Mantel, *C* Herzanlage (auf Fig. 43 vom Schnitte nur berührt), *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *C.v.* Kiemenherz, *v.br.* Kiemenvene, *Per.* Pericard, *Per.dr.* Anlage der Pericardialdrüse, *N* Niere, *Sin.p.* hinterer Blutsinus. Vergr. 142.

Fig. 44. Entwicklung der Pericardialdrüse. Theil des in Fig. 42 abgebildeten Präparates bei Vergr. 305. Dieselben Buchstaben.

Fig. 45. Querschnitt durch den hinteren Theil eines jüngeren Embryos, wenn der Mitteldarm und die Kiemen auftreten. *Br* Kiemenanlage, *Gen.* Genitalzellen, *D.* Dotter. Sublimat mit Essigsäure; Carmalaun. Vergr. 142.

Fig. 46. Dasselbe. Chromsäure, Hämalaun. Vergr. 142.

Fig. 47. Querschnitt durch einen Embryo von *Sepia*, dessen Pericard die mesodermale Brücke zwischen der Körperwand und der Wand des hinteren Blutsinus (*Sin.p.*) durchbricht. Im unteren Theile der Brücke verläuft die hintere Aorta (*a.p.*), im oberen Theile liegen die wenig auffälligen Genitalzellen (*Gen.*). *C.v.* Kiemenherz, an einer Seite nur wenig getroffen, *Sch.dr.* Schalendrüse. Vergr. 71.

Fig. 48. Weiterbildung des Cöloms (vgl. Fig. 42. *C* Herz, *c.v.* Kiemenherz, *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *P* Pericard, *Per.dr.* Pericardialdrüse. Vergr. 142.

Fig. 49 und 50. Ein späteres Stadium. In Fig. 49 (Vergr. 71) geht der Schnitt durch die Verbindungsstelle von Niere (*N*) und Pericard (*P*), in Fig. 50 (Vergr. 142) durch die vorderen Enden der Nierensäcke, die vorn weiter reichen als das Pericard. *m.d.* Depressor infundibuli, *mh* Mantelhöhle, *Mn* Mantel, *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *Br.* Kieme, *H* Leber, *Int* Darm, *T* Anlage des Tintenbeutels.

Tafel 9.

Fig. 51 und 52. Weiterbildung des hinteren Blutsinus. Sagittalschnitte. Fig. 51 schematisirt. *Sin.post.* hinterer Blutsinus, *V.abd.* Abdominalvene, *Dot.* Dotter, *Gen.* Genitalanlage, *Per.* Pericard, *C* Herz, *a.p.* hintere Aorta, *v.c.* Hohlvene, *Int.* Darm. Vergr. 142.

Fig. 53. Querschnitt in der Otocystengegend, der den hinteren Theil der Augenstiele (*Aug.st.*) trifft. *Mes.* Mesodermzellen, aus denen die großen Zellen des Augensinus entstehen, *Dot.* Dotter, *G.visc.* Visceralganglion, *Ot* Otocyste, *Inf.* Trichter. Vergr. 142.

Fig. 54—57 nach Präparaten von *Sepia officinalis*. Färbung mit Hämalaun und Orange G.

Fig. 54. Theil des Blutsinus um Auge und Ganglion opticum (*g.opt.* zwischen diesem und dem Ganglion pedale (*g.ped.*). Im Sinus kleine Zellen mit langen Ausläufern. Vergr. 305.

Fig. 55. Theil des Augensinus mit großen und kleinen Zellen. *g.opt.* Ganglion opticum. Vergr. 305.

Fig. 56 und 57. Die großen Zellen des Augensinus. Vergr. 305.

Fig. 58. Hüllen des äußeren Dottersackes. *Ect.* Ectodermhülle, *D.m.* Entodermhülle, *Deg.n.* Reste der degenerirten Kerne, die sich stark mit Hämalaun färben. Vergr. 305.

Fig. 59. Dasselbe. *Dot.k.* metamorphosirte Kerne der Dotterhülle (blasse Kerne). Sublimat mit Essigsäure. Carmalaun. Vergr. 305.

Fig. 60. a Zellen der Ectodermhülle des äußeren Dottersackes. b) Kerne der inneren Entodermhülle desselben. Vergr. 580.

Fig. 61. Kern der Dotterhülle vor seinem gänzlichen Zerfall. Diffus mit Hämalaun tingirt. Vergr. 580.

Fig. 62. Sagittalschnitt durch das hintere Ende des inneren Dotterorgans. Verdickung der Plasmaschicht der Dotterhülle (*D.m.*) und Vergrößerung der Zahl und Dimensionen ihrer Kerne. *Dot.* Dotter. Hämalaun. Vergr. 305.

Fig. 63. Sagittalschnitt durch das hintere Ende des inneren Dotters. *Dot.* Dotter, *D.m.* die aus der Verdickung der Plasmaschicht entstandene körnige Masse mit großen metamorphosirten Kernen, *P* Pericardialraum, *Sin.p.* (*v.abd*) der hintere Sinus, der in die Abdominalvene übergeht, *Schlz.* zerrissene Schleimzellen in der Epidermis. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 64. Dasselbe. Verschiedene Stadien der Kerndegeneration. Die hellen Flecken (Spuren von verschwundenen Kernen) noch mit Nucleolis. *Dot.m.* körnige Masse mit Kernen, *Dot.* Dotter. Hämalaun u. Orange G. Vergr. 305.

Fig. 65. Frontalschnitt durch die hintere Abtheilung des inneren Dotters. Man sieht seine beiden Lappen voll körniger Masse und Kernen in verschiedenen Stadien der directen Theilung und der Degeneration. *Mes.* Mesodermzellen. Perényis Gemisch. Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 66. Theil eines Frontalschnittes durch die hintere Abtheilung des inneren Dotters. *Dot.* Dotter, *D.m.* körnige Masse mit großen Kernen. Perényis Gemisch. Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 67. Kern aus der körnigen Masse in directer Theilung. Hämalaun und Eosin. Vergr. 580.

Fig. 68. Gruppe von Kernen derselben körnigen Masse. Vergr. 305.

Fig. 69. Innere Hülle des Dotterorgans im letzten Stadium (fast ohne äußeren Dottersack). Plasmaschicht der Hülle viel dicker, Kerne rundlich. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 70. Dasselbe. Dotterhülle in Flächenansicht. Plasmaschicht ohne Zellgrenzen mit großen, runden Kernen. Vergr. 305.

Fig. 71. Entwicklung der Chromatophoren. Mantelrand im Sagittalschnitt. *a* die äußere, *b* die innere Fläche des Mantels. Ectodermzellen noch nicht differenzirt. *Chr.* Chromatophore, *Mes.* Mesodermzellen, aus denen die Mantelmusculatur entsteht. Hämalaun u. Orange G. Vergr. 305.

Fig. 72. Späteres Stadium. Mantelrand. *Ep.* Epidermis der Außenfläche des Mantels: Zellen des Cylinderepithels des Ectoderms; die leeren Räume dazwischen entsprechen zerrissenen Schleimzellen. *Ep'.* Epidermis der inneren Mantelfläche flaches Epithel, *Muse.* die Muskelschicht des Mantels, *Chr.* Chromatophore. Vergr. 610.

Fig. 73. Theil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo von *Loligo marmorae*, um das hohe Cylinderepithel von Hoyles Organ (*Hoyl.O.*) zu zeigen. *D.m* hinteres Ende des inneren Dotters, *P.* Pericard. Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure. Vergr. 142.

Fig. 74. Theil eines Sagittalschnittes durch den hinteren erweiterten Theil von Hoyles Organ (*Hoyl.O.*). Seine Zellen voll stark mit Eosin gefärbten Körnchen. Hämalaun und Eosin. Vergr. 305.

Fig. 75—77. Entwicklung des Kiemenherzens. *Per.dr.* Pericardialdrüse, *P.* äußere Hülle des Kiemenherzens (Kerne des Peritonealepithels).

Fig. 75. Embryo der 2. Periode. Die Endothelzellen des Kiemenherzens wachsen. Hämalaun und Orange G. Vergr. 305.

Fig. 76. Etwas älterer Embryo. Bildung von großen Zellen an der inneren Fläche des Kiemenherzens. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 77. Reifer Embryo fast ohne äußeren Dottersack. Kiemenherzwandung durch die Bildung vieler großer Zellen stark verdickt. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 78—82. Schleimige Metamorphose des ectodermalen Hautepithels.

Fig. 78. Auftreten der Schleimzellen (*Sch*) zwischen den Flimmerzellen der Haut. Jene sind zerrissen und leer. *Mes.* Mesodermschicht der Haut. Nach einem Präparate von *Loligo marmorae*. Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure, Carmalaun. Vergr. 305.

Fig. 79. Allgemeine Ansicht der Haut in späteren Stadien. Theil der Mantelwandung. Schleimige Metamorphose des Epithels der Außenfläche (*Sch*): Zellen bis auf die Wandungen zerstört. *Ep'.* flaches Epithel der Innenfläche, *Mus.* die Muskelschicht des Mantels. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 142.

Fig. 80. Theil der Haut eines älteren Embryos. *Ep.* die unveränderten Flimmerzellen; die leeren Räume dazwischen entsprechen den zerrissenen und entleerten Schleimzellen. *Sch.* zerstörte Schleimzellen, *Ep'.* flaches Epithel der unteren Manteloberfläche. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 81. Theil des Mantels nach demselben Präparate wie Fig. 80. *Sch.* zerstörte Schleimzellen. *Ep.* unmetamorphosirte Ectodermzellen, darunter eine Mitose. Allem Anscheine nach ist diese Zellgruppe der Herd für die Regeneration des degenerirten Ectoderms. *Ep'.* flaches Epithel der inneren Mantelfläche, *Mus.* Muskelschicht des Mantels, *v.* Gefäß im Mantel. Vergr. 305.

Fig. 82. Frontalschnitt durch den Mantelrand. Innenfläche mit flachem Epithel *Ep'.* Am Rande werden die Epithelzellen allmählich cylindrisch. Außen ist das Epithel zerstört. Die Regeneration des Epithels mag vom Rande aus stattfinden.

Tafel 10.

Fig. 83—90. Entwicklung des Auges.

Fig. 83. Querschnitt durch die Vorderwand der Augenblase, aus der sich Corpus epitheliale und Linse entwickeln. In der Mitte der inneren Zellschicht großkernige Zellen (*c.ep.*) als Anlage des Cp. epitheliale. Picro-Salp.-Säure, Hämalaun. Vergr. 305.

Fig. 84. Frontalschnitt zur Demonstration der Entwicklung der Linse (*L*). Von der Peripherie aus werden die großen Zellen der Anlage des Cp. epitheliale von den kleinen Zellen umwachsen (*c.ep.*). *Ir.* Anlage der Iris. Perényis Gemisch. Borax-Carmin. Vergr. 305.

Fig. 85. Frontalschnitt durch einen Embryo von *Loligo marmorae*. *Ir.* Iris, *L.* Linse, *C.ep.* Cp. epitheliale. Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure, Carmalaun. Vergr. 305.

Fig. 86. Querschnitt durch einen Embryo von *Sepia*. *L.* Linse, *C.ep.* Cp. epitheliale. Näher zur Linse liegen die primitiven großen Zellen des letzteren, weiter die sie von der Peripherie umwachsenden kleinen Zellen, von denen die in die Linsensubstanz übergehenden Fäden ausgehen. *a.w* Zellen der Außenwand des Cp. epitheliale, d. i. des äußeren Blattes der Vorderwand der Augenblase. Hämalaun und Orange G. Vergr. 305.

Fig. 87. Querschnitt durch das Auge eines alten Embryo von *Sepia*. *ASt.* ehemalige Wand des Augenstieles, deren Ectodermverdickungen zum »weißen Körper« werden. *c.b* mesodermale Anlage des weißen Körpers, *Pl.* Hautfalte, umwächst Augenstiele und Armwurzeln und wird zur Cornea, *Ir.* Iris, *C.ep.* Cp. epitheliale, *R.* Retina. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 71.

Fig. 88. Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. Corpus epitheliale. *R.* Retina, *C.ep.c.* die centralen großen Zellen des Cp. epitheliale, *C.ep.p.* periphere kleine Zellen desselben, die wie eine Falte des ehemaligen inneren Blattes der vorderen Wand der Augenblase aussehen, *aw.* Zellen der äußeren Wand des Cp. epitheliale (des äußeren Blattes der vorderen Wand der Augenblase).

Fig. 89. Dasselbe. Mehrere große Zellen des Cp. epitheliale (*c.ep.c.*), die feine Auswüchse zur Linse aussenden. *aw.* die äußere Wand des Cp. epitheliale. Vergr. 305.

Fig. 90. Frontalschnitt durch einen Embryo von *Loligo marmorae*. Theil der Augenretina. *Rh.* die sich bildenden Stäbchen. Proximal ist die Zellschicht (Kernschicht) der Retina von der feinen Membran (*M*) begrenzt, durch die die Enden der Retinazellen hindurch zu gehen beginnen (im unteren Theile der Figur, *R*). Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure, Carmalaun. Vergr. 305.

Fig. 91. Sagittalschnitt durch den hinteren Theil eines reifen Embryos. Pericardialhöhle (*Per.*) viel kleiner geworden; der von ihr früher eingenommene Raum von Dotter erfüllt (*D*). Genitalanlage (*Gen.*) zwischen Dotter und Körperwand. *C.* Herz, *Ventr.* Magen, *Ep.* degenerirtes Hautepithel, *Hoyl.org.* Hoyles Organ. Vergr. 71.

Fig. 92. Sagittalschnitt durch einen reifen Embryo. Äußerer Dottersack ganz klein geworden. *D.* Dotter, *Dm.* innere Dotterhaut, *Mes.* Mesodermzellen in dem viel kleiner gewordenen Raume zwischen der äußeren und inneren Dotterhaut. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 71.

Fig. 93. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Sepia* aus der 3. Periode. *Aug.f.* Hautfalte, die die Augenstiele umwachsen hat, *Oc.* Auge, *Aug.St.* Ectodermverdickung der Wand des ehemaligen Augenstieles (Theil der ectodermalen Anlage des weißen Körpers), *Mes.* muthmaßliche mesodermale Anlage des weißen Körpers, *Sin.* Blutsinus um das Auge, *g.opt.* Ganglion opticum. Vergr. 71.

Fig. 94. Querschnitt durch das hintere Körperende eines Embryos von *Loligo* aus der 3. Periode. *D.* Dotter, *Sin.post.* hinterer Blutsinus, *Gen.* Genitalanlage, *Per.* Pericard, *C.v.* Kiemenherz (der etwas schiefe Schnitt hat es nur an einer Seite getroffen), *Mn.* Mantel, *L.w.* Leibeswand, *a.p.* hintere Aorta, *v.l.* hintere Seitenvenen. Vergr. 71.

Fig. 95. Querschnitt durch einen Embryo der 3. Periode. *N.N.* die vorderen Enden der beiden Nieren mit ihrer Scheidewand; später fließen sie zusammen. *Hep.* Leber, *v.c.* Vena cava, *G.Spl.* Gangl. splanchnicum. Vergr. 305.

Fig. 96. Ein eben ausgeschlüpfter *Loligo*. Kiemenherz (*c.c.*) im Sagittalschnitt; seine Wand wird durch die Vermehrung der großen Zellen, in deren Vacuolen blasse homogene Einschlüsse liegen, stark verdickt. *v.c.* Vena cava, durch Klappen (*valv.c.v.*) vom Kiemenherzen abgeschlossen, *N.* hinteres Nierenende, *Per.* Pericard. Hämalaun und Orange G. Vergr. 305.

In unserem Verlage erschien:

Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön.

Herausgegeben von

O. Zacharias.

Theil I. (Faunistische und biologische Beobachtungen am Gr. Plöner See.) 1893. 52 Seiten gr. 8. mit 1 Tafel in 4. . . . . Preis ℳ 2.50.

Theil II. (Arbeiten von Ule, Krause, Richter, Castracane, Brun, Walter, Zacharias.) 1894. VII und 155 Seiten gr. 8. mit Abbildungen im Text, 2 Tafeln und 1 colorirten Karte (des ostholsteinischen Seengebiets) in Fol. . . . . Preis ℳ 7.—.

Theil III. (Arbeiten von Klebahn, Lemmermann, Castracane, Strodtmann, Walter, Brockmeier, Garbini, Zacharias.) 1895. VIII und 209 Seiten gr. 8. mit Abbildungen im Text, 2 Tafeln und 3 Periodicitätstabellen. . . . . Preis ℳ 9.—.

Theil IV. (Arbeiten von Lemmermann, Klebahn, Könike, Brockmeier, Knauthe, Strodtmann, Zacharias.) 1896. X und 290 Seiten gr. 8. mit 45 Abbildungen im Text, 1 Tafel in 4. und 1 Tiefenkarte in Folio. Preis ℳ 12.—.

In Abdrucken hieraus:

Zacharias, O., Quantitative Untersuchungen über das Limnoplankton, nebst Anleitung zur Vornahme von Zählungen und Volumenmessungen. 1896. 64 Seiten gr. 8. mit 1 Tabelle. . . . . Preis ℳ 2.—.

Zacharias, O. und **Lemmermann, E.**, Ergebnisse einer biologischen Excursion an die Hochseen und Moorgewässer des Riesengebirges, nebst einer morpho-metrischen Skizze der beiden Koppenteiche von K. Peucker. 1896. VI und 80 Seiten gr. 8. mit 26 Abbildungen und 1 (Tiefen-) Karte in Folio. . . . . Preis ℳ 3.—.

In unserem Commissions-Verlage ist erschienen:

P. Ritter,

Beiträge zur Kenntniss der Stacheln von Trygon und Acanthias.

56 und 6 Seiten mit 7 Tafeln in Lichtdruck (1 farbig). 8.

Preis ℳ 6.—.

Eine werthvolle Arbeit über die Entstehung der Zahnsubstanzen bei den Säugethieren und beim Menschen, begründet durch eingehende morphologische Untersuchungen an den Selachiern Trygon und Acanthias.

Von uns ist zu beziehen:

O. G. Costa,

Monografia degli Echinociami

viventi e fossili nelle Provincie Napolitane.

Napoli 1869. 4. 9 pg. con 2 tavole incise.

Preis ℳ 2.50.

Publicationen der Zoologischen Station zu Neapel.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

In Grofs-Quart.

Subscriptionspreis bei Verpflichtung zur Abnahme von 5 Jahrgängen: 50 *M* f. d. Jahrg.

Jahrgang **1.**
1. **Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen.)
2. **Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen.)

2.
3. **Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 *M*.
4. **Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen.)

3.
5. **Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 *M*.
6. **Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 *M*.
7. **Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 *M*.
8. **Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 *M*.
9. **Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 *M*.

4. 5.
10. **Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 *M*.
11. **Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 *M*.
12. **Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 *M*.

6.
13. **Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 *M*.

7. 8.
14. **Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 *M*.
15. **Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 *M*.
16. **Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. 120 *M*.

9.
17. **Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 *M*.
18. **Enteropneusten,** von J. W. Spengel. 1893. 758 S. mit 36 Taf. 150 *M*.

10—12.
19. **Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 *M*.
20. **Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 *M*.

13.
21. **Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 *M*.

14—16.
22. **Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln u. 1 Karte. 120 *M*.
23. **Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 *M*.

17.
24. **Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 *M*.
25. **Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 211 S. mit 11 Tafeln. 80 *M*.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Zugleich ein Repertorium für Mittelmeerkunde.

In Grofs-Oktav.

Hiervon vollständig die Bände: **1.** 1878—79. 592 Seiten mit 18 Tafeln. 29 *M*. — **2.** 1880—81. 530 Seiten mit 20 Tafeln. 29 *M*. — **3.** 1881—82. 602 Seiten mit 26 Tafeln. 41 *M*. — **4.** 1883. 522 Seiten mit 40 Tafeln. 59 *M*. — **5.** 1884. 580 Seiten mit 32 Tafeln. 56 *M*. — **6.** 1885—86. 756 Seiten mit 33 Tafeln. 58 *M*. — **7.** 1886—87. 748 Seiten mit 27 Tafeln. 56 *M*. — **8.** 1888. 662 Seiten mit 25 Tafeln. 55 *M*. — **9.** 1889—91. 676 Seiten mit 25 Tafeln. 58 *M*.

Bei Bezug dieser neun Bände auf einmal wird der Preis auf die Hälfte ermäßigt.

Seit Kurzem vollständig: Bd. **10.** 1891—93. 680 S. mit 40 Taf. 76 *M*. — **11.** 1893—95. 694 S. mit 24 Taf. 58 *M*. — **12.** 1895—97. 772 S. mit 34 Taf. 72 *M*. — **13.** 1897—99. 573 S. mit 13 Taf. 42 *M*.

Zoologischer Jahresbericht.

In Grofs-Oktav.

Bis jetzt erschienen:

Zoolog. Jahresbericht f. 1879. Pr. 32 *M*.
" " " 1880. " 31 *M*.
" " " 1881. " 31 *M*.
" " " 1882. " 32 *M*.
" " " 1883. " 34 *M*.
Zoolog. Jahresbericht f. 1884. Pr. 36 *M*.
" " " 1885. " 36 *M*.
" " " 1886—1898 **jeder Band** 24 *M*.
Register zu 1886—90. Pr. 16 *M*.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. auf einmal beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 *M*. Die Preise der Jahrgänge von 1886 ab bleiben unverändert.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

7098

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

14. BAND.

3. UND 4. HEFT.

MIT 8 TAFELN.

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1901.

Ausgegeben den 11. Juni 1901.

Inhalt.

	Seite
Borgert, A., Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres. (Mit Tafel 11.)	239
Meyer, E., Studien über den Körperbau der Anneliden. (Mit Taf. 12—17.)	247
Heydrich, F., Die Entwicklungsgeschichte des Corallineen-Genus Sphaeranthera Heydrich. (Mit Tafel 18.)	586
Uexküll, J. v., Die Schwimmbewegungen von Rhizostoma pulmo	620

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

Verlag von **R. Friedländer & Sohn** in **Berlin N. W.,** Carlstrasse 11.

Soeben ist in unserem Verlage erschienen:

Zoologisches Adressbuch.

Namen und Adressen

der lebenden

Zoologen, Anatomen, Physiologen und Zoopalaeontologen

sowie der

künstlerischen und technischen Hülfskräfte.

Theil II

enthaltend die seit September 1895 eingetretenen Veränderungen (Todesfälle, Ergänzungen, Adressenänderungen).

Herausgegeben im Auftrage der

Deutschen Zoologischen Gesellschaft

von

R. Friedländer & Sohn.

Ein Band von 517 Seiten.

Preis 6 Mark.

Durch diesen 2. Theil ist das „Zoologische Adressbuch" bis zu Ende 1900 vervollständigt und ergänzt worden.

Den im Jahre 1895 erschienenen 1. Theil (— ein Band von 740 Seiten —) liefern wir, so weit der nur noch kleine Vorrath reicht, anstatt des Originalpreises von 10 Mark für den ermässigten Preis von 5 Mark. Das „Zoologische Adressbuch" ist ein unentbehrliches Handbuch für jedes Museum, jede Universität, jeden wissenschaftlich thätigen Zoologen, jeden Sammler zoologischer Spezialitäten. Es enthält ein gewaltiges Material, dessen Bearbeitung und Vollständigkeit in dem 1895 erschienenen ersten Bande die allgemeinste Anerkennung fand. Der vorliegende zweite Band schliesst sich in der Anordnung dem ersten an, und ist ebenfalls mit dreifachem Register (Geographisches, Personal-, Wissenschaftliches Register) versehen, welches den handlichen Gebrauch des Werkes ungemein erleichtert.

JUL 10 1901

Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres.

Von

Dr. A. Borgert

in Bonn.

Mit Tafel 11.

Die von R. Hertwig als Tripylea, von Haeckel als Phaeodaria bezeichnete Radiolariengruppe weist bis jetzt eine im Verhältnis zu ihrem Artenreichthum nur recht geringe Zahl im Mittelmeere gefundener Species auf. Sehen wir von den Phaeodiniden und Cannorrhaphiden ab, bei denen es sich nur um vorübergehend skeletlose oder mit einem Pseudoskelet aus von außen aufgenommenen kieseligen Fremdkörpern verschiedener Herkunft versehene Entwicklungsstadien anderer skeletführender Arten handeln dürfte, so beläuft sich nach Haeckel's Bericht über die Challenger-Radiolarien die Zahl der aus dem Mittelländischen Meere bekannten Species auf 18. Diese Zahl erfährt einen wesentlichen Zuwachs durch eine Reihe theils neuer, theils bisher nur in anderen Meeresgebieten angetroffener Arten, nach deren Hinzufügung sich die Gesammtziffer der heutigen Tages im Mittelmeere beobachteten Tripyleen-Arten auf 31 stellt. Aber auch damit ist zweifellos der Reichthum dieses Meeres an den in Rede stehenden Radiolarienformen noch nicht annähernd erschöpft. So sind beispielsweise aus den nordischen Gebieten des Atlantischen Oceans mehr als doppelt so viele Arten von Tripyleen bekannt, als aus dem Mittelmeere[1], obgleich sonst die Formenmannigfaltigkeit innerhalb dieser Organismengruppe nach dem Äquator hin eine nicht unbedeutende Zunahme erkennen lässt.

[1] Wegen der nördlich vom 50° n. Br. gefundenen Tripyleen-Arten verweise ich auf eine Zusammenstellung, die in dem gegenwärtig in Vorbereitung sich befindenden Werke Brandt's über das nordische Plankton erscheinen wird.

Im Folgenden werde ich eine Zusammenstellung der bis heute im Mittelmeere erbeuteten Tripyleen-Species geben; von den neuen Arten füge ich Abbildungen bei.

Folgen wir dem von Haeckel (87) aufgestellten System, so treffen wir zunächst unter den Aulacanthiden zwei der Mittelmeerfauna angehörige Species an: *Aulacantha scolymantha* Haeck. und *Autographis pandora* Haeck. Die erstere ist eine der häufigsten, wenn nicht überhaupt die gemeinste, unter allen die oberflächlichen Schichten des Meeres bewohnenden Tripyleen. Sie kommt bisweilen in ungeheuren Mengen vor. Außer im Mittelländischen Meere, wo sie bei Villafranca, Neapel, Messina und Palermo beobachtet wurde, ist sie auch im Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ocean an der Bildung des Planktons betheiligt. Ihr Vorkommen in hohen nördlichen Breiten wurde durch Vanhöffen (97) festgestellt, der sie im Karajak-Fjord, an der Westküste Grönlands, erbeutete. Auch *Autographis pandora* ist in ihrem Vorkommen keineswegs auf das Mittelmeer beschränkt, sondern findet sich wie die vorgenannte Art über die drei großen Oceanbecken der Erde verbreitet. Vermuthlich ist diese Species mit der von Brandt in Chun's Werk über die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen (87, pag. 8 u. 9) als *Aulacantha* n. sp. bezeichneten Art identisch. Eine dritte Aulacanthiden-Art, die bisher noch nicht beschrieben worden ist und dem Chun-schen Mittelmeer-Material entstammt, füge ich unter dem Namen *Autographis mediterranea* hinzu. Taf. 11 Fig. 1 giebt das distale Ende eines einzelnen Radialstachels dieser Thierform wieder. Die Radialstacheln sind gerade, nahezu cylindrisch, nur wenig nach dem distalen Ende zu verdickt, unterhalb des schwach erweiterten Endknopfes etwas verjüngt. Der Endknopf trägt 3—5, meist 4, dünne, glatte, zuweilen wellenförmig gebogene, nach dem distalen Ende gekrümmte Terminaläste, die um einen geraden, meist etwas dickeren Endast quirlig angeordnet sind. Sämmtliche Terminaläste weisen an ihrer Spitze eine geringe Zahl (3—5) kleiner aufwärts gerichteter Zähnchen auf. Länge der Radialstacheln 0,6 mm, Dicke derselben 0,1—0,14 mm, Länge der Terminaläste 0,05—0,09 mm. — Fundort Capri.

Aus der Familie der Sagosphaeriden sind fünf das Mittelmeer bewohnende Arten bekannt: *Sagena ternaria* Haeck., *S. crucifera* Haeck., *Sagosphaera trigonilla* Haeck., *Sagoscena gracilis* (R. Hertw.) und *Sagmarium trigonion* Haeck. Für die beiden letzteren Species wird außer dem in Rede stehenden Gebiete kein weiterer Fundort angegeben, während die drei erstgenannten Species auch in

anderen Meeresgegenden mehr oder weniger verbreitet gefunden wurden.

Von Aulosphaeriden sind bisher nur drei aus dem Mittelmeere beschrieben worden, die alle der Gattung *Aulosphaera* angehören, nämlich *A. trigonopa* Haeck., *cruciata* Haeck. und *elegantissima* Haeck. Außerhalb des Mittelmeeres wurden von den genannten Arten nur *trigonopa* und *cruciata* beobachtet. *A. elegantissima*, für welche sich bei Haeckel Messina als Fundort genannt findet, kommt auch bei Neapel vor. Eine vierte, gleichfalls zu *Aulosphaera* zu rechnende Species kann ich hier als neu hinzufügen. Ich möchte dieselbe als *A. neglecta* bezeichnen; sie wurde bei Neapel gefangen. Fig. 2a stellt einen einzelnen Radialstachel dar. In Fig. 2b ist das distale Ende eines anderen Radialstachels wiedergegeben.

Die Radialstacheln sind fast gerade oder leicht hin und her gebogen, ihre Dicke nimmt vom proximalen nach dem distalen Ende zu allmählich ab. Sie sind durchgehends etwas länger als die cylindrischen, mit einzelnen feinen nach außen gerichteten Stacheln besetzten tangentialen Röhren der Gitterkugel. Am distalen Ende tragen sie einen Quirl von 5—7, meist 6, kurzen, schwach rückwärts gekrümmten Endästen, außerdem sind sie in ihrer ganzen Länge mit zahlreichen dünnen dornenartigen Seitenästen besetzt, die ebenfalls nach dem proximalen Ende des Stachels leicht umgebogen erscheinen. Dieselben stehen unregelmäßig angeordnet; nur in der Nähe der Spitze des Stachels bilden sie gelegentlich einen fünf- oder sechsstrahligen Quirl. Länge der Radialstacheln 0,25—0,28 mm, Länge der Tangentialröhren 0,18—0,26 mm, Dicke der letzteren 0,0038—0,0045 mm.

Die Familie der Cannosphaeriden ist im Mittelmeere durch *Coelacantha anchorata* R. Hertw. vertreten, die bei Messina beobachtet wurde. Eine zweite Art fand ich im Golfe von Neapel in mehreren Exemplaren. Sie ist der vorgenannten Art im Bau ihres Skelets sehr ähnlich, unterscheidet sich von ihr jedoch durch die Ausbildung der in den Knotenpunkten der äußeren Gitterschale stehenden Radialstacheln, die bei der von Hertwig beschriebenen Species mit einer einfachen Spitze enden, und deren in 6 Quirlen angeordnete Seitenäste als feine »Kieselwimpern« erscheinen. Die mir vorliegende Art (Fig. 3) trägt dagegen nicht nur an den Lateralästen kleine Ankerchen, sondern auch das distale Ende der Radialstacheln ist mit einem Kranze von Ankerfäden geschmückt. Bemerkt sei, dass in der Abbildung die feinen ankertragenden Kieselfäden, mit denen

die radiär von der inneren nach der äußeren Schale verlaufenden dünnen Röhren besetzt sind, um das Bild nicht zu complicirt zu gestalten, fortgelassen sind. Die neue Art möge den Namen *Coelacantha ornata* führen.

Das Vorkommen von Challengeriden im Mittelmeere ist erst neuerdings durch die Untersuchungen Lohmann's (99) in der Straße von Messina festgestellt worden. Ich selbst habe bei Neapel nie Angehörige dieser Familie beobachtet, eben so wenig wie mir derartige Befunde von Anderen bekannt geworden sind. Wahrscheinlich wird man die genannten Arten aber auch hier, wenngleich nur in größerer Tiefe bei Anwendung genügend feinmaschiger Netze erhalten.

Im Ganzen wurden von Lohmann bei Messina 4 Arten angetroffen, und zwar *Challengeria xiphodon* Haeck. und *Challengeron diodon* Haeck., von denen erstere bis dahin nur im Atlantischen, letztere ausschließlich im Pacifischen Ocean gefangen worden war, sowie ferner zwei neue, mit den Namen *Challengeria fürsti* und *trinacriae* bezeichnete Arten. Von diesen 4 Species war *Challengeria*, oder, wie es nach dem Prioritätsgesetz richtiger heißen müsste, *Protocystis xiphodon* stets bei Weitem die häufigste; sie muss nach den angegebenen Zahlen zeitweilig sogar recht reichlich vorhanden gewesen sein.

Auch aus der Familie der Medusettiden erwähnt Lohmann eine neue Art, die, zu *Euphysetta* gehörig, von ihm als *E. mediterranea* bezeichnet wird. Bisher war nur eine Species von *Gazelletta* aus dem Mittelmeere bekannt: *G. hexanema* Haeck., eine auch in den anderen Meeren verbreitete Art. Was die vorerwähnte *Euphysetta mediterranea* Lohm. betrifft, so ist sie jedoch zweifellos mit der von mir in dem Vorbericht über die Tripyleen der Plankton-Expedition als *E. lucani* aufgeführten Species (92, Taf. 6 Fig. 8) identisch. Auf Grund der starken Entwicklung der die Schalenöffnung umstehenden feinen Stacheln hat Lohmann das von ihm abgebildete Exemplar als zu einer besonderen Art gehörig angesehen. In der Ausbildung dieser Schalenanhänge besteht jedoch eine außerordentliche Verschiedenheit, indem man sie bald in Gestalt kurzer Dornen, bald als dünne, wellig gebogene Stacheln von mehr oder minder bedeutender Länge entwickelt findet. Zwei extreme derartige Fälle sind in der schon erwähnten Figur aus der Reisebeschreibung der Plankton-Expedition und in Taf. 11 Fig. 4 dargestellt. Das von Lohmann gezeichnete Individuum steht in der Ausbildung der Bestachelung zwischen den beiden Exemplaren.

Als neu kann ich hier die in Fig. 5 und 6 wiedergegebene *Medusetta* anführen, die ich in Neapel in größerer Zahl erhielt, und für die ich den Namen *M. parthenopaea* vorschlage. Bei dieser Art sind die für die Gattung charakteristischen 4 gekammerten Fortsätze der Schale, die die Mündung derselben umstehen, paarweise mit einander verbunden, so dass sie zwei Bügel bilden. Diese Bügel sind mit radiär stehenden bedornten Stacheln besetzt. Der sehr lange Apicalstachel trägt an seiner Oberfläche zierliche bäumchenförmige Anhänge, deren feine fadenförmige Äste zwei Kränze von je 4 kreuzweise gestellten, rückwärts gekrümmten Häkchen aufweisen, einen größeren proximalen und einen kleineren distalen Kranz. Die Oberfläche der glockenförmigen Schale ist mit einfachen dünnen Stacheln besetzt.

Die im Mittelmeere beobachteten Castanelliden gehören dem Genus *Castanidium* an. Von diesem sind hier zwei Arten anzuführen: das schon früher von mir (91, pag. 664) beschriebene *C. variabile* und eine etwas kleinere Art, die große Ähnlichkeit mit *C. buchanani* Haeck. hat. Die Schalengröße ist bei den mir vorliegenden Exemplaren jedoch etwas bedeutender (der Durchmesser erreicht fast 0,4 mm), eben so sind die Hauptstacheln ein wenig länger, die zwischen ihnen stehenden Nebenstacheln dagegen etwas kürzer, als dies für *C. buchanani* angegeben wird. Dennoch möchte ich glauben, dass es sich in diesem Falle um die genannte Art handelt. Sie wurde vom Challenger im tropischen Atlantischen Ocean erbeutet.

Dass auch die Familie der Circoporiden im Mittelmeere vertreten ist, hob ich bereits an anderem Orte (92, pag. 181) hervor. Bis jetzt ist allerdings nur eine Species, und zwar von *Circoporus*, aus diesem Gebiete bekannt geworden, nämlich *C. sexfuscinus* Haeck., eine Art, die in Haeckel's Bericht über die Challenger-Radiolarien aus dem tropischen Atlantischen Ocean angeführt wird.

Wie es scheint, hat Haeckel jedoch unter diesem einen Artnamen zwei verschiedene Species vereinigt. Der Unterschied betrifft den Bau der Radialstacheln, die in dem einen Falle in einiger Entfernung von dem an ihrer Basis sich findenden Porenkranze einen einfachen Quirl von 4 dünnen Seitenstacheln tragen, während in dem andern Falle zwei solcher Quirle ausgebildet sind, einer an der Basis, ein anderer näher der Mitte des Radialstachels. Die letztere Form zeigt außerdem am Ende der Radialstacheln unterhalb der 3 Terminaläste eine deutliche Auftreibung, die in dem andern Falle vermisst wird. Ich möchte die Anwendung der ursprünglichen Species-

benennung auf die erstere, die einfacheren Verhältnisse zeigende Form beschränken, von der sich in Fig. 7 ein sehr regelmäßig ausgebildetes Exemplar mit seinem Weichkörper im Inneren der Schale dargestellt findet. In der Mitte der vorderen Fläche erblickt man die große dreieckige Schalenmündung, die von drei auf den Mitten der Seiten sich erhebenden langen Zähnen umstellt ist.

Aus dem Mittelmeere ist mir nur diese eine Form in zwei Exemplaren zu Gesicht gekommen, von denen das eine in Fig. 7 abgebildet ist. Beide Stücke zeichnen sich vor den mir aus dem Atlantischen Ocean vorliegenden Thieren gleicher Art durch ihre bedeutendere Größe aus.

Was die Familie der Conchariden betrifft, so findet sich im Challenger-Werk nur eine Art aus dem Mittelmeere erwähnt; es ist dies *Conchurium fragilissimum* Haeck., das nach Haeckel's eigener Angabe möglicher Weise nur ein junges *Coelodendrum* darstellt. Eine andere im Mittelmeere gefundene Species von *Conchurium* wird von Lohmann '99) angeführt: *C. diatomeum* Haeck. Diese Art erwähnt der Challenger-Bericht aus dem tropischen Theile des Atlantischen Oceans.

Mit 3 Arten ist die Familie der Coelodendriden im Mittelmeere vertreten. Hier sind zu nennen *Coelodendrum ramosissimum* Haeck., *gracillimum* Haeck. und *Coelodasea ramosissima* Haeck. Von diesen Arten wurde *Coelodendrum ramosissimum* auch im Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ocean verbreitet gefunden, während *Coelodendrum gracillimum* und *Coelodasea ramosissima* nur aus dem Mittelmeere bekannt geworden sind.

Im Mittelmeere vorkommender Coelographiden sind endlich nur zwei beschrieben worden: *Coelothamnus davidoffii* Bütschli und *Coelographis gracillima* Haeck. Erstere gelangte bei Villafranca, letztere bei Messina und Corfu zur Beobachtung. Weder für diese noch für jene finden sich Fundorte aus anderen Meeresgebieten angegeben.

Während nach den Angaben des Challenger-Werkes bei 5 Familien eine Vertretung im Mittelmeere vermisst wird, kennen wir heute aus sämmtlichen Familien mit alleiniger Ausnahme der Orosphaeriden und der Tuscaroriden eine oder mehrere mittelmeerische Arten. Auch eine weitere Vergrößerung der Liste dürfte nicht allzu schwer sein. Vor allen Dingen ist von Tiefenfängen eine Bereicherung unserer Kenntnis der mittelmeerischen Tripyleen-Fauna zu erwarten. Dies haben neuerdings noch wieder die Unter-

suchungen Lohmann's bei Messina gezeigt, wo in Folge der Bodenconfiguration und der durch sie bedingten Strömungen das Tiefenwasser an die Oberfläche tritt und dabei mit anderen Tiefseeformen augenscheinlich auch jene Challengeriden heraufbefördert, von denen uns berichtet wird. Wie schon bemerkt, war diese Familie früher im Mittelmeere überhaupt noch nicht beobachtet worden, während Lohmann nicht weniger als 4 Arten, und zwar trotz des ziemlich grobmaschigen Netzes z. Th. in recht beträchtlicher Zahl, erbeutete. In anderen Meeresgegenden sind allerdings Challengeriden, und auch gerade die im Mittelmeere vorkommende *Protocystis* (*Challengeria*) *xiphodon* in den oberflächlichen Wasserschichten angetroffen worden, doch mögen die im Mittelmeere herrschenden Temperaturen hier ein anderes Verhalten der Art bedingen. Viel ausgesprochenere Tiefseebewohner sind dagegen die Circoporiden, Tuscaroriden und Orosphaeriden. Von ersteren ist, wie erwähnt, eine Art aus dem Mittelmeere bekannt; sie fand sich in dem von Chun bei seinen Untersuchungen über die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen bei Capri und Ischia gefischten Material, dessen Durchsicht mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Brandt ermöglicht wurde, in Fängen aus 600 resp. 1000 m Tiefe. In dem von Brandt gegebenen Bericht über die Radiolarien (87, pag. 8 u. 9) ist die betreffende Form als *Coelodendrum* n. sp. aufgeführt. Was die nahe verwandten Tuscaroriden und die Orosphaeriden betrifft, so erscheint es mir nach den bei den anderen Familien gemachten Erfahrungen sehr wohl möglich, dass man auch sie im Mittelmeere bei weiterem Suchen nachweisen wird.

Litteraturverzeichnis.

Borgert, A., '91) Über die Dictyochiden, insbesondere über *Distephanus speculum* sowie Studien an Phaeodarien. in: Zeit. Wiss. Z. 51. Bd. 1891.

—— '92) Vorbericht über einige Phaeodarien-(Tripyleen-)Familien der Plankton-Expedition. in: Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 1 A. 1892 (Reisebeschreibung).

Chun, C., (87) Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. in: Bibliotheca Zool. 1. Bd. Heft 1. 1887.

Haeckel, E., '87) Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. in: Report Challenger. Vol. 18. 1887.

Lohmann, H., (99) Untersuchungen über den Auftrieb der Straße von Messina mit besonderer Berücksichtigung der Appendicularien und Challengerien. in: Sitzungsb. Akad. Berlin 1899.

Vanhöffen, E., (97) Die Fauna und Flora Grönlands. Cap. 6. Das Plankton des Karajak-Fjordes. in: Grönland-Expedition der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 1891—1893. 2. Bd. Theil 1. 1897.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 11.

Fig. 1. *Aulographis mediterranea* n.
Fig. 2a und b. *Aulosphaera neglecta* n.
Fig. 3. *Coelacantha ornata* n.
Fig. 4. *Euphysetta lucani* Borgert.
Fig. 5. *Medusetta parthenopaea* n.
Fig. 6. Ein Theil derselben von der anderen Seite.
Fig. 7. *Circoporus sexfuscinus* Haeck.

Studien über den Körperbau der Anneliden.

Von

Eduard Meyer

in Kasan.

Mit Tafel 12—17.

V.

Das Mesoderm der Ringelwürmer.

Die vorliegende Arbeit bildet eine Fortsetzung meiner bereits früher veröffentlichten »Studien über den Köperbau der Anneliden«. Die betreffenden Beobachtungen wurden zum Theil noch in jener Zeit in Angriff genommen, als ich mich mit der Untersuchung des Nephridialsystems der Terebelloiden beschäftigte. Der Endzweck derselben war, auf Grund von eigenen, entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen der Beantwortung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Excretionsorgane der Anneliden näher zu treten.

Schon sehr bald jedoch kam ich zur Überzeugung, dass die Kenntnis der ontogenetischen Bildungsweise der Annelidennephridien allein zur Lösung des besagten Problems lange nicht ausreichen würde. Gleich von vorn herein hatte ich mit weit allgemeineren embryologischen Fragen zu rechnen, und zwar vor Allem mit der Entstehung und weiteren Differenzirung des Mesoderms, worüber in der Litteratur die verschiedensten Ansichten herrschten. Daher suchte ich meine Beobachtungen auch auf dieses Gebiet auszudehnen.

Dass ich mich hierbei nicht auf die Entwicklung des Mesoderms und seiner Derivate beschränken konnte, ist selbstverständlich. Die Mesodermfrage kann eben nur von allgemeinerem Standpunkte aus erörtert werden, und so lag es auf der Hand, dass ich bei meinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stets die Gesammtorganisation der Anneliden im Auge behielt. Wenn ich nun aber

hier denjenigen Theil meiner Beobachtungen, welcher sich speciell auf die Entstehung der mesodermalen Gebilde bei den Ringelwürmern bezieht, als selbständige Abhandlung erscheinen lasse, so geschieht es, weil die Frage nach dem Ursprung und der morphologischen Bedeutung des Mesoderms dank ihrer Zugehörigkeit zur Lehre von den Keimblättern im Laufe der Zeit eine gewisse, traditionelle Selbständigkeit erworben hat.

Die Entwicklung der Mesodermgebilde habe ich bei sehr verschiedenen Annelidenlarven studirt, jedoch wähle ich für die nachfolgende, ausführliche Darstellung drei Formen, die drei im System von einander weit abstehenden Wurmgruppen angehören; es sind: *Psygmobranchus* aus der Familie der Serpuliden, als Repräsentant der Sedentarien, *Polygordius* aus der Familie der sogenannten Archianneliden, welche im Meeresschlamm wohnen, und *Lopadorhynchus*, eine pelagische Raubform aus der Familie der Phyllodociden. Diese Wahl war zum Theil eine Folge des Zufalls, indem während meines Aufenthaltes in Neapel in einem Jahre (1885) die *Polygordius*-Larven in außergewöhnlicher Anzahl im Auftriebe erschienen, in einem anderen (1889) *Lopadorhynchus*, während das embryologische Material von *Psygmobranchus* stets in ausreichender Menge leicht zu erhalten ist. Andererseits dienten die erwähnten Formen schon früher als Objecte drei Forschern, nämlich Hatschek, Kleinenberg und Salensky, die in sehr wesentlichen Punkten zu ganz verschiedenen empirischen Resultaten und somit auch zu verschiedenen theoretischen Schlüssen gelangt waren. Daher erschien es mir um so interessanter, die Entwicklungsgeschichte dieser Formen durch eigene Anschauung kennen zu lernen und dabei möglicher Weise eine Erklärung für die bestehenden Controversen zu finden. Schließlich bestimmte mich zur Wahl der Objecte noch der Umstand, dass es Repräsentanten nicht nahverwandter Familien waren, in Folge dessen denn auch die Untersuchungsergebnisse jedenfalls mehr Berechtigung auf allgemeinere Schlüsse versprachen.

Außer den drei genannten Formen habe ich die Entwicklung von *Polymnia nebulosa* (*Terebella Meckelii*) vom Ei ab untersucht, doch werde ich diese Beobachtungen in extenso wahrscheinlich erst in meiner Monographie der Terebelloiden veröffentlichen können. Hier will ich von diesen Resultaten, sowie von meinen weniger vollständigen Studien an anderen Annelidenlarven nur in beschränktem Maße zu Vergleichen Gebrauch machen.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner morphologischen Unter-

suchungen an Ringelwürmern habe ich bereits früher (1890) in einer kleineren Schrift, »Die Abstammung der Anneliden«, in allgemeinen Zügen veröffentlicht. Seitdem hatten verschiedene, nicht von mir abhängige Umstände mich an der detaillirten Ausarbeitung des Themas verhindert. Es sind nun inzwischen nicht wenige Abhandlungen erschienen, welche unmittelbar oder indirect die von mir erörterten Fragen berühren; es wurden so manche neuen Thatsachen bekannt, und diese hatten neue Gesichtspunkte zur Folge. Alles das habe ich bei Durchsicht meiner vorhandenen und bei Herstellung frischer Präparate aus dem noch übrig gebliebenen Material so viel als möglich zu berücksichtigen gesucht; doch konnte ich allen neueren Anforderungen nicht gerecht werden, da ich nicht wieder Gelegenheit hatte, durch einen Aufenthalt am Meere mir die etwa nöthigen Untersuchungsobjecte zu verschaffen. So wird denn meine Darstellung in mancher Hinsicht Lücken aufweisen, die mir selbst vielleicht mehr als irgend Jemand fühlbar sind, deren Ausfüllung ich aber vorläufig zukünftigen Beobachtungen anheimstellen muss.

Trotzdem entschließe ich mich dazu, meine Untersuchungen in statu quo zu veröffentlichen, einerseits weil ihre Fortsetzung durch anderweitige Verpflichtungen auf unbestimmte Zeit hinausgeschoben wird, andererseits weil ich gewisse Thatsachen aus der Annelidenentwicklung zu verzeichnen habe, die bisher gar keine oder nur wenig Beachtung gefunden haben, deren Kenntnis jedoch, wie mir scheint, bei Beurtheilung der Frage nach der morphologischen Bedeutung des sogenannten Mesoderms oder mittleren Keimblattes von Nutzen sein kann — einer Frage, die noch lange nicht endgültig entschieden ist, ihrer Wichtigkeit wegen aber nach wie vor ein wohlverdientes Interesse beansprucht.

Meine Abhandlung ist zuerst russisch in den Arbeiten der Kasaner Naturforschergesellschaft (31. Bd. 4. Heft 1898) unter dem Titel »Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden« veröffentlicht worden. Dass sie jetzt hier in deutscher Sprache erscheint und somit einem größeren Leserkreise zugänglich wird, dafür fühle ich mich Herrn Professor Dohrn zu besonderem Danke verpflichtet.

In der Übersetzung habe ich zur leichteren Orientirung im zweiten, allgemeinen Theile die Abschnitte mit Überschriften versehen. Neue Bemerkungen sind als Fußnoten behandelt und zum Unterschiede von den früheren Fußnoten als »Zusätze« bezeichnet worden. In Nachträgen endlich habe ich die wichtigsten, neueren

Abhandlungen berücksichtigt, welche auf die von mir behandelten Fragen einen directeren Bezug haben und während des Druckes oder nach Veröffentlichung der russischen Ausgabe meiner Arbeit erschienen sind.

Erster Theil.

Die Mesodermgebilde der Larve von *Psygmobranchus protensus*.

Der allgemeine Entwicklungsgang dieser Form ist von W. Salensky (1882) beschrieben worden. Seine Darstellung beginnt mit der Eifurchung, von der er die hauptsächlichsten Stadien erkannt hat: ihr Endresultat ist eine epibolische Gastrula, die sich nachher zu einer typischen Trochophora ausbildet. Salensky hat seine Beobachtungen bis zur Umwandlung der Larve in den sich festsetzenden jungen Wurm, der bereits die für die Serpuliden charakteristische Wohnröhre abzuscheiden beginnt, durchgeführt.

Wie bei den meisten Anneliden, deren Entwicklungsgeschichte Salensky untersucht hat, so unterscheidet er auch bei *Psygmobranchus* ein Rumpf- und ein Kopfmesoderm. Das erstere soll hier von einem Paar großer Urmesodermzellen ausgehen, die bereits in der Gastrula am hinteren Urmundrande auf der Grenze von Ecto- und Entoderm gelegen seien. Der eigentliche Ursprung der beiden großen Zellen ist dem Autor unbekannt geblieben. Durch Sprossung der Urmesodermzellen entstehen nun wie gewöhnlich die beiden Mesodermstreifen, die in der jungen Trochophora dreieckig werden und sich auf der Bauchseite allmählich zwischen der Bauchmarksanlage und dem Mitteldarm bis zur Mundregion nach vorn ausdehnen. Als erste Anzeichen der Segmentirung treten in ihnen die Borstensackanlagen auf, welche Salensky bekanntlich noch vom Mesoderm ableitete. Durch Delamination bilden sich dann in den 3 Paar vordersten Mesodermsomiten, die eben so vielen Borstenbündeln entsprechen, die Cölomhöhlen, begrenzt von der Splanchno- und Somatopleura und auf den Segmentgrenzen von den Dissepimenten, die sich den Borstendrüsen dicht anschmiegen sollen. Auf älteren Stadien unterscheidet Salensky im Rumpfmesoderm jederseits 3 Theile: 1) die »Muskelplatten« (plaques musculaires), welche, symmetrisch zu beiden Seiten der Bauchmarksanlage gelegen, auf dem Querschnitte aus je einem großen, an seiner Außenseite Muskelfibrillen

erzeugenden Myoblasten bestehen, aufwärts davon 2) die Borstendrüsen, vorläufig von ovaler Gestalt, und noch mehr dorsalwärts 3) die »Seitenplatten« (plaques latérales). In letzteren ist es SALENSKY, vermuthlich in Folge ungünstiger Conservirung, nicht gelungen, die typische Spaltung in die parietalen und visceralen Mesodermblätter zu beobachten.

Das »Kopfmesoderm« soll zur Zeit der Umwandlung der Gastrula in die Trochophora als eine besondere, ventral zwischen Ecto- und Entoderm auftretende Zellschicht entstehen. Bei der Larve theile sich dieses Kopfmesoderm sodann in ein Paar symmetrische Platten, in denen später, wahrscheinlich auch durch Delamination, die definitive Kopfhöhle erscheine. Für *Psygmobranchus*, wie auch für die übrigen, von ihm untersuchten Formen, giebt SALENSKY an, dass die secundäre Kopfhöhle früher als die Cölomhöhlen des Rumpfes, und zwar durchaus unabhängig von den letzteren, sich bilde. Von ihren mesodermalen Wandungen liefere die äußere, die sich dem Gehirn und der Haut anlege, die Kopfmuskeln und das parietale Peritoneum, die innere das viscerale Peritoneum und die Muskulatur des Vorderdarmes.

Über die Bildung des Gefäßsystems theilt uns SALENSKY mit, dass zur Zeit der Verwandlung der Larve in die endgültige Form zunächst ein pulsirender Darmsinus erscheine, der durch Auseinanderrücken der Splanchnopleura und des entodermalen Dünndarmepithels entstehe.

Die hier in Kürze referirten Resultate hatte SALENSKY fast ausschließlich durch Beobachtungen am frischen Objecte erzielt, wobei, wie er selbst sagt, die unbedeutende Größe und runde Gestalt der jüngeren Embryonen, sowie die geringe Durchsichtigkeit ihrer von feinen, glänzenden, rothen Dotterkörnchen überfüllten Gewebselemente sich als sehr missliche Hindernisse für die Untersuchung erwiesen. Brauchbare Schnitte zu erhalten sei es ihm aber bloß bei älteren Larven, die schon eine längliche Form angenommen hatten, gelungen.

Aus eben denselben Gründen erschien mir die Untersuchung der allerjüngsten Stadien von *Psygmobranchus* sehr wenig Erfolg zu versprechen. Vergeblich versuchte ich bei einfacher Paraffineinbettung gute Schnittserien zu gewinnen. Die feinen Dotterkörnchen, welche durch die Conservirung überaus hart geworden waren, schoben sich beim Schneiden vor dem Messer her und verunstalteten jeden Schnitt. An die Möglichkeit einer doppelten Einbettung aber in Celloidin (oder Photoxylin) und Paraffin, wie ich sie später empfohlen habe,

hatte ich derzeit noch nicht gedacht. Eben so Weniges versprach eine bloße Beobachtung der lebenden Embryonen, und somit zog ich es vor, von der Untersuchung der jüngsten Stadien ganz abzustehen.

Meine Beobachtungen beginnen mit der unsegmentirten Trochophora, wo in Folge des allmählichen Schwindens der leidigen Dotterkörnchen die Gewebe durchsichtiger werden. Dadurch wird einerseits die Untersuchung sowohl intra vitam, als auch an gefärbten Totopräparaten viel leichter, andererseits aber werden die Gewebe homogener, so dass man beim Schneiden der Larven von nun an auf keine besonderen Hindernisse mehr stößt.

Als gutes Fixirmittel erwies sich das Gemisch von Kupfervitriol und Sublimat, wie es in der Zoologischen Station zu Neapel zur Conservirung der Siphonophoren angewandt wird[1]. Es hat den Vorzug, die Larven in ausgestrecktem Zustande zu fixiren; auch treten nachher die Zellgrenzen in den Geweben sehr deutlich hervor. Leider büßen aber solche Objecte nach längerer Aufbewahrung in Alcohol ihre Tinctionsfähigkeit fast ganz ein. Daher habe ich die Larven, nachdem sie binnen 24 Stunden in Alcohol von allmählich gesteigerter Stärke ausgewaschen waren, gleich am folgenden Tage mit Salzsäurecarmin gefärbt. In Paraffin eingebettet, wurden sie in Schnitte von 3 μ zerlegt; eine so geringe Dicke derselben ist hier wegen der Kleinheit des Objectes und seiner Elemente durchaus nothwendig.

Die Resultate meiner Beobachtungen an der *Psygmobranchus*-Larve, so weit sie sich auf die Ausbildung der äußeren Körperform und Entwicklung einiger inneren Organe (Nervensystem, Darmcanal, Excretionsorgane beziehen, habe ich schon in einer früheren Studie (1888) veröffentlicht, wo die mesodermalen Gebilde nur ganz cursorisch Berücksichtigung fanden. Da ich die Absicht hatte, das Mesoderm der genannten Form schon in einer der folgenden Lieferungen derselben Zeitschrift eingehend zu behandeln, so gab ich damals gleich alle Abbildungen (Taf. 23 u. 24, Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd.), die ich zur Illustration der Entwicklungsgeschichte von *Psygmobranchus* bestimmt hatte. Dieselben von Neuem abdrucken zu lassen, würde überflüssige Kosten verursachen, und so bitte ich den Leser vorliegender Arbeit, sich der angeführten Tafeln zu be-

[1] »Miscela di rame e sublimato.« s. Lo Bianco, Salvatore. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 10. Bd. 1890 p. 443.

dienen, was ja bei der allgemeinen Verbreitung der Neapler »Mittheilungen« wohl kaum mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft sein dürfte.

Bei der jungen, noch fast kugelrunden Trochophora von *Psygmobranchus* (Taf. 23 Fig. 1) bildet das sog. Mesoderm kein einheitliches Keimblatt. Zu seinen Bestandtheilen gehören: 1) die typischen Mesodermstreifen (*P*), die dem Entoderm ventral anliegen; 2) eine ziemlich bedeutende Anzahl von Zellen, welche, im Ecto- und Entoderm vertheilt, ein lockeres Gewebe darstellen (*EPy*, *KPy*), das ich embryonales Mesenchym[1] nennen will, und 3) eine Reihe bereits functionirender, primärer Larvenmuskeln (*Klm'*, *Klm''*). Zum Mesoderm rechnet man gewöhnlich noch die larvalen Excretionsorgane oder sog. Kopfnieren (*LN*). Dicht unter dem Ectoderm befindet sich außerdem im Rumpf der Larve ein Paar großer Zellen, welche die Nierenschlauchanlagen der definitiven Nephridien (*N*^{I}*S*) repräsentiren.

Wie erwähnt, schmiegen sich die Mesodermstreifen der Mitteldarmanlage ventral dicht an, und hierin bildet die Larve von *Psygmobranchus* den meisten übrigen Annelidenlarven gegenüber, bei denen sich die Mesodermstreifen an das Ectoderm anlehnen, eine für die Untersuchung sehr erwünschte Ausnahme. Diese Eigenthümlichkeit begünstigt in hohem Maße die Beobachtung derjenigen Gewebselemente oder -Anlagen, die zum äußeren Keimblatt in engerer Beziehung stehen, und lässt zugleich das Verhältnis derselben zu den sich differenzirenden Mesodermstreifen um so deutlicher erkennen, als zwischen diesen und jenen, anfangs wenigstens, sich die ziemlich geräumige primäre Leibeshöhle befindet. Auf Fig. 1 erscheint zwar die primäre Leibeshöhle (*LH*) in Folge des Druckes des Deckgläschens auf die Larve ein wenig weiter als im normalen Zustande; doch ist sie auch ohne diesen Druck, sowohl im Kopf- als im Rumpfabschnitte der gefärbten und aufgehellten Trochophora, stets ganz deutlich zu unterscheiden.

Die Mesodermstreifen erscheinen im bezeichneten Stadium als ein Paar längliche, solide, vielzellige Platten, welche hinten gegen einander convergiren und dort mit ihren Polzellen, den sogenannten Urmesoblasten, endigen (*MP* Taf. 23 Fig. 1; Taf. 24

[1] In meiner Studie über »Die Körperform der Serpulaceen und Hermellen« (1888) hatte ich dieses Gewebe Parenchym genannt; doch habe ich nachher (1890) letztere Benennung zu Gunsten der wirklich mehr zutreffenden, älteren, von den Gebrüdern Hertwig eingeführten Bezeichnung wieder aufgegeben.

Fig. 2). Vorläufig erstrecken sich die beiden Zellplatten nach vorn noch nicht bis in die Region des Mundes oder der oralen Wimperringe. Ihre Elemente erweisen sich auf Schnitten als polygonale, dicht an einander gefügte Zellen mit feinkörnigem Protoplasma und relativ großem, hohlem Kern, der gewöhnlich mit einem scharf hervortretenden Nucleolus versehen ist (Taf. 24 Fig. 3 P^{IV}). Die beiden Endzellen unterscheiden sich von ihnen hauptsächlich durch ihre bedeutenderen Dimensionen und einen noch helleren Kern.

Im Gegensatz zu den eben beschriebenen Elementen zeichnen sich die noch nicht differenzirten Zellen des embryonalen Mesenchyms durch einen meist viel kleineren, helleren Plasmakörper von unregelmäßiger Gestalt und einen ebenfalls kleineren, aber gewöhnlich ganz dunklen, chromatinreichen Kern aus. Wie bereits erwähnt, bilden die Mesenchymzellen keine compacte Schicht, sondern sind einzeln oder in Gruppen an der Innenseite der Larvenhaut oder an der Oberfläche der Darmanlage vertheilt. Topographisch lässt sich ein laterales und ein mediales Mesenchym unterscheiden und ferner, nach seinem Vorkommen in den beiden Hauptregionen der Larve, ein Rumpf- und ein Kopfmesenchym.

Das laterale Rumpfmesenchym (*lPy*) breitet sich auf beiden Seiten dicht unter der lateralen Körperwand als lockere Zellschicht aus. Es beginnt am hinteren Körperende mit einigen größeren Zellen (*Py*), die seitlich hinter den beiden Urmesoblasten und ventral unmittelbar vor den einzelligen Analdrüsen (*Adr*) liegen. Allmählich breiter werdend, ziehen diese zwei Streifen mesenchymatösen Gewebes bis in die Region der oralen Wimperringe hin und schließen sich unterwegs verschiedenen Ectodermgebilden (Borstendrüsen, lateralen Kragenlappen etc.) von innen her fest an (Taf. 23 Fig. 1, 2; Taf. 24 Fig. 1—7, 22, 23).

In der präoralen Region der Larve findet man unter der Haut viel weniger solche Mesenchymzellen. Sie sammeln sich hier hauptsächlich an der Innenseite des Prototrochs und der Scheitelplatte an und bilden in ihrer Gesammtheit das laterale Kopfmesenchym (*lKPy*).

Das mediale Rumpfmesenchym (*mPy*) beginnt hinten, vor den Analdrüsen, auch mit wenigen Zellen und erstreckt sich von hier aus nach vorn als schmaler Streifen, der dicht unter dem Darme längs der ventralen Medianlinie sich zwischen die beiden Hälften der Bauchmarksanlage und die Mesodermstreifen einschiebt. Vorn im Rumpf werden auch diese Elemente zahlreicher, und so

wird die Schicht breiter. Dabei geräth ein Theil der Zellen zwischen die Mesodermstreifen und die Mitteldarmlage, wird von den ersteren an das Entoderm gepresst und bildet somit ein besonderes Darmmesenchym.

Noch mehr nach vorn umgreifen die Mesenchymzellen in recht ansehnlicher Anzahl das Stomodäum und sammeln sich davor zu dem etwas compacteren, präoralen medialen Kopfmesenchym (*mKPy*, Taf. 23 Fig. 3, 4; Taf. 24 Fig. 1—11, 23) an.

Die dargestellten Beziehungen der Mesodermstreifen zu den Schichten des embryonalen Mesenchyms bleiben auch in den folgenden Stadien der Hauptsache nach dieselben. Die nächsten Veränderungen bestehen vor Allem in einer Vermehrung der Elemente in den mesodermalen Geweben; dann aber werden, hauptsächlich durch das Auftreten der inneren und äußeren Metamerie, bedeutendere Umgestaltungen bemerkbar. Bevor wir jedoch auf diese Erscheinungen näher eingehen, wollen wir zuerst noch die larvalen Muskeln betrachten.

Von functionirenden Larvenmuskeln des mesenchymatösen Typus besitzt die junge Trochophora von *Psygmobranchus* ein ventrales und ein dorsales Paar primärer Längsmuskeln und den präoralen Ringmuskel des Prototrochs.

Die beiden ventralen Längsmuskeln der Larve bestehen je aus einer langen Muskelzelle, die frei durch die primäre Leibeshöhle zieht. Vorn ist sie an der entsprechenden Hälfte der Scheitelplatte befestigt, wo sich ihr noch einige kleinere Muskelelemente anschließen, während sie hinten sich am unteren Theile der Seitenlinie, im Bereiche des lateralen Rumpfmesenchyms, inserirt. In der Mitte der langen Zelle liegt das Plasma mit dem dunkeln, länglich ovalen Kern (*Klm'*, Taf. 23 Fig. 1—3).

Die Zellen, aus denen sich die beiden dorsalen Längsmuskeln zusammensetzen, sind weniger in die Länge gezogen; es sind deren jederseits zwei. Die eine von ihnen ist spindelförmig, mit ihrem hinteren Fortsatze im oberen Theile des lateralen Rumpfmesenchyms angeheftet und erreicht mit ihrem vorderen, meist gabelig gespaltenen Ausläufer den Hinterrand des präoralen Wimperkranzes. Die zweite Zelle sitzt mit ihrem Plasmakörper der ersten in der Mitte, d. h. an der Stelle auf, wo sich ihr Plasma mit dem Zellkern befindet, und sendet von hier aus einen Fortsatz in den Kopf hinein, der am vorderen Prototrochrande seine Anheftung findet (*Klm''*).

Der Ringmuskel des Prototrochs ist nur wenig ausgebildet: er besteht aus einigen Spindelzellen, in der Mitte mit je einem länglichen, dunklen Kern.

Was nun die Larvennieren (*LN*) und die einzelligen Nierenschlauchanlagen der definitiven Nephridien ($N^{I}S$) betrifft, zu denen sich etwas später 2 Paare solcher, jedoch vergänglicher Anlagen ($N^{II}S$, $N^{III}S$) gesellen, so habe ich ihr Schicksal bereits 1888 ausführlich beschrieben.

Sobald der Rumpf der Trochophora, die anfangs fast halbkugelig war, in die Kegelform überzugehen beginnt (Taf. 23 Fig. 2), machen sich auch die Anzeichen der Metamerie bemerkbar. Im Ectoderm der Seitenlinien zeigen sich 4 Paar compacte, rundliche Zellgruppen, die ein wenig nach innen in die primäre Leibeshöhle vorspringen; es sind die hämalen Chätopodanlagen der ersten 4 Rumpfsegmente, von denen sich das vorderste Paar (hP^{I}) später in die Kopfkiemenstützen verwandelt, die übrigen 3 Paare (BB^{I-3}) aber zu echten Borstensäcken werden.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der eben erwähnten, ectodermalen Anlagen zerfallen die Mesodermstreifen in entsprechende Paare solider Mesodermsomite (P^{I-IV}), zu denen bald noch ein 5. Paar P^{V}) hinzutritt. Die Endabschnitte der Mesodermstreifen (*P*) mit ihren Urmesoblasten (*MP*) gliedern erst sehr viel später neue Somitpaare von sich ab (Taf. 23 Fig. 2—5; Taf. 24 Fig. 23—26).

Und jetzt erst, nachdem die ersten 5 Paar Mesodermsomite gebildet sind, entstehen auf der Oberfläche des Rumpfkegels die intersegmentalen Ringfurchen, womit die Segmentirung des Körpers auch äußerlich in Erscheinung tritt. Die Zahl der Segmente bleibt vorläufig stationär, bis sich die Larve festgesetzt hat und allmählich die definitive Wurmform erreicht.

Das Wachsthum der Mesodermstreifen beruht gewiss nicht allein auf Abknospung neuer Zellen von den Urmesoblasten, sondern jedenfalls auch in nicht geringem Maße auf selbständiger Vermehrung der Elemente in allen Theilen der Streifen und ihrer Theile, der Somite. Darauf scheinen mir auch an verschiedenen Stellen beobachtete, stark vergrößerte Zellkerne hinzudeuten, welche vermuthlich vor ihrer Theilung bedeutend gewachsen sind (Taf. 24 Fig. 4—6, 23—26).

Wie es scheint, kommt bei der Segmentirung der Mesodermstreifen gewissen Elementen des embryonalen Mesenchyms eine bedingende Rolle zu. Wenn sich nämlich die Mesodermstreifen in ihre

metameren Abschnitte gliedern, so treten sowohl im lateralen, als auch im medialen Mesenchym Zellen auf und erheben sich, den zukünftigen Segmentgrenzen entsprechend, von der Körperwand in regelmäßigen Intervallen nach innen; indem sie sich senkrecht gegen die Mesodermstreifen stemmen und radiär in die Länge wachsen, geben sie möglicher Weise den Anstoß zur Somitbildung. Aus den beschriebenen Mesenchymzellen entstehen nachher die Dissepimentmuskeln (*Dm*, Taf. 23 Fig. 3—5; Taf. 24 Fig. 24—26).

Zur selben Zeit geht im lateralen Mesenchym noch eine andere Veränderung vor, die ein Längenwachsthum der larvalen Längsmuskeln[1] zur Folge hat. Im unteren Theil der besagten Zellschicht treten jederseits spindelförmige Zellen hervor und schließen sich in longitudinaler Richtung den hinteren Enden der ventralen Trochophoramuskeln an, um sie bis an das Ende des Rumpfkegels hin zu verlängern (*Llm*). Ein ähnlicher Vorgang, jedoch in bedeutend geringerem Maße, findet nun auch im oberen Theile des lateralen Mesenchyms statt, wo sich einige Spindelzellen den larvalen Rückenmuskeln beigesellen (Taf. 23 Fig. 3, 5; Taf. 24 Fig. 8, 25).

Bei der weiteren Entwicklung wachsen die Borstendrüsen kolbenförmig ins Innere vor und drängen sich derart in die noch soliden Mesodermsomite hinein, dass die gegenseitige Abgrenzung dieser zweierlei Gebilde auf Totopräparaten, besonders aber am lebenden Objecte, äußerst schwer zu erkennen ist (*BB*$^{1-3}$, Taf. 23 Fig. 4). In diesem Umstande liegt gewiss auch die Ursache dafür, dass die Borstendrüsen früher vom Mesoderm abgeleitet wurden. Bei ihrem Vorwachsen ins Innere nehmen sowohl die hämalen Borstensäcke als auch die neuralen Hakendrüsen (*HD*$^{1-3}$) einen Theil des lateralen Mesenchyms mit sich und versehen sich auf diese Weise mit dem Zellmaterial, das später die Chätopodmuskeln liefert.

Schon jetzt sind in den Somiten die Myoblasten der definitiven Längsmuskulatur (*um*, *hm*, Taf. 23 Fig. 5) in Folge ihrer recht ansehnlichen Größe gut erkennbar, doch tritt ihre Umwandlung

[1] Früher unterschied ich larvale Längsmuskeln des Kopfes oder Prosomas (*Klm'*, *Klm''*) und des Rumpfes oder Metasomas (*Llm*); doch ist das nicht richtig, weil die letzteren eine einfache Fortsetzung der ersteren vorstellen, diese aber mit dem einen Ende in der präoralen, mit dem anderen in der postoralen Region der Trochophora ihre Anheftung haben und somit sowohl dem Kopf als auch dem Rumpf der Larve angehören.

in functionirende Muskelzellen erst nach dem Erscheinen der Cölomhöhlen deutlich hervor.

Die secundäre Leibeshöhle entsteht, wie gewöhnlich, durch Delamination, in einem jeden der paarigen, metameren Mesodermsomite gesondert. Dabei beginnt dieser Vorgang bei *Psygmobranchus*, wie wahrscheinlich noch bei vielen anderen Anneliden, nicht im vordersten Somitpaare, welches vorläufig noch compact bleibt (P^{I}, Taf. 24 Fig. 27, 28), sondern vom zweiten Paare ab, und zwar fast gleichzeitig in allen folgenden Segmenten der Larve (P^{I-V}). Nur das fünfte Paar Mesodermsomite, das ja auch später gebildet wurde, bleibt in dieser Hinsicht ein wenig zurück.

Die Wandungen der so entstandenen, paarigen und metameren Cölomsäcke rücken dann aus einander, werden dünner und liefern das Peritonealepithel, welches alle inneren Organe einhüllt. Zugleich werden die Mesenchymelemente an diejenigen Anlagen, an welche sie sich von vorn herein angelehnt hatten, fest angepresst und lassen sich in Folge dessen allmählich immer schwerer von den Zellen des sie bedeckenden Peritoneums unterscheiden.

Die Mesenchymelemente, die sich als Muskelzellen schon früher zwischen die einzelnen Somite scheidend eingedrängt hatten, werden nun von den hinteren und vorderen Epithelwänden der auf einander folgenden Cölomsäcke eingeschlossen und bilden mit diesen die Dissepimente. Die Zellen des medialen Mesenchyms, die an das Entoderm gepresst wurden, werden später zur Muskulatur des Darmes, während die übrigen Elemente dieser Schicht, welche in der Sagittalebene über und unter den Darm zu liegen kamen, zwischen die medialen Wände der Cölomsäcke ein und desselben Paares gerathen und Muskelzellen der Darmmesenterien liefern. Die Elemente der lateralen Mesenchymlagen endlich, die sich keinen besonderen Organen beigesellt hatten, bleiben einstweilen, vom Peritoneum bedeckt, an der Innenseite der Larvenhaut liegen, um dann später hauptsächlich der Ringmuskulatur des Körpers den Ursprung zu geben (Taf. 24 Fig. 13—15, 27—29).

Die secundäre, d. i. definitive Längsmuskulatur besteht beim erwachsenen *Psygmobranchus*, wie bei den meisten Polychäten, aus einem ventralen und einem dorsalen Paare breiter Muskelbänder, die sich innerhalb der Ringmuskelschicht vom vorderen bis zum hinteren Körperende ununterbrochen fortsetzen. Während ihrer Entwicklung aber zeigt die besagte Körpermuskulatur eine deutliche Metamerie. Die betreffenden Myoblasten, welche schon oben

erwähnt wurden, werden nämlich zuerst als je vier große Zellen in jedem Somite erkennbar, von denen jedes Mal zwei ventral und zwei dorsal von der Seitenlinie zu liegen kommen (*nm*, *hm*, Taf. 23 Fig. 5; Taf. 24 Fig. 29). Von den benachbarten Elementen der peritonealen Cölomsackwandungen, mit denen sie ein continuirliches Epithel bilden, unterscheiden sich die besagten Muskelzellen, abgesehen von ihrer Größe, noch durch einen größeren, helleren, meist ovalen Kern und durch ihre parallel zur Körperachse verlängerte Form.

Die Myoblasten der neuralen Längsmuskelbänder differenziren sich früher, und in ihnen kommen die Muskelfibrillen schneller zur Ausbildung. Letzterer Vorgang lässt sich an Querschnitten sehr gut verfolgen, wo die ventralen Muskelzellen sofort in die Augen fallen, während die dorsalen Myoblasten noch schwer zu erkennen sind (*nm*, Taf. 24 Fig. 13—15). Hier finden wir gewöhnlich jederseits eine große Zelle, welche fast die ganze untere Wand des entsprechenden Mesodermsomites einnimmt und der betreffenden Hälfte der Bauchmarksanlage (*B*) von oben her flach aufliegt. Der Kern befindet sich im proximalen Zelltheile, während im helleren, distalen Protoplasma unter der Form einer leichten Strichelung die quergedurchschnittenen, contractilen Fibrillen erkennbar werden. Diese haben, wie gewöhnlich bei jungen Anneliden, die Gestalt dünner, schmaler Bänder, die senkrecht zur Körperwand auf die hohe Kante gestellt erscheinen.

Von Interesse sind die gegenseitigen Beziehungen der primären und secundären Längsmuskulatur. Die Myoblastreihen der letzteren entstehen nämlich genau auf dem Niveau der entsprechenden Larvenmuskeln und bedecken diese von innen zuerst bloß in der Rumpfregion, nachher aber auch im Kopfe vollkommen, wie das besonders deutlich an den Bauchmuskeln ersichtlich ist (*Llm*, *nm*, Taf. 23 Fig. 5). Somit kommt anfangs die secundäre Muskulatur der primären gleichsam zu Hilfe. Nachher jedoch umgreifen die secundären Myoblasten mit ihren fibrillenerzeugenden Basaltheilen die larvalen Muskelzellen (Taf. 24 Fig. 13—15), drücken sie gegen die Körperwand und bedingen wahrscheinlich dadurch, dass sie auf diese Weise dieselben in der Ausführung ihrer Aufgabe behindern, die Degeneration der primären Längsmuskeln der Larve. Es werden die letzteren also hier von entsprechenden, definitiven Muskeln anderen Ursprungs substituirt.

Die Zahl der secundären Myoblasten nimmt allmählich zu, so dass man auf etwas älteren Stadien jederseits schon mehrere

derselben auf dem Querschnitte vorfindet (*nm*, *lm*, Taf. 24 Fig. 19. Dabei strecken sich die einzelnen Muskelzellen immer mehr in die Länge, so dass sie mit ihren Enden schon bald über die Grenzen ihres Segmentes hinausreichen. Auf diese Weise wird auch der Kopflappen verhältnismäßig früh mit definitiver Längsmuskulatur versehen, welche zunächst aus einem entfernteren Rumpfabschnitt in den ersteren hineinwächst *nm*, *lm*, Taf. 23 Fig. 6—9. Später jedoch erhält das Prosoma noch secundäre Muskeln, die sich ganz eben so aus entsprechenden Elementen des vordersten Somitpaares entwickeln.

Oben wurde erwähnt, dass dieses vorderste Somitpaar unverändert bleibt, während in den übrigen Mesodermsegmenten bereits die Cölomhöhlen erscheinen (*P^1*, Taf. 24 Fig. 27, 28). Zur Zeit seines Entstehens ist das vorderste Somitpaar, eben so wie auch alle übrigen, hinter den oralen Wimperringen gelegen und gehört somit anfangs ganz und gar der Rumpfregion der Larve an. Außerdem befindet es sich auf einem Niveau mit den Anlagen der Kopfkiemenstützen (*hP^1*) und lateralen Kragenlappen (*lK^1*, welche sich als die vordersten Paare specifisch umgestalteter, hämaler und neuraler Parapodien erwiesen haben, und daher müssen die beiden vordersten Theilstücke der Mesodermstreifen als Bestandtheile des ersten Rumpfsegmentes gedeutet werden. Etwas später als in den folgenden Somiten entsteht auch in ihnen, und zwar ebenfalls durch Delamination, ein Paar echter Cölomhöhlen. Diese dehnen sich dann immer mehr nach vorn hin aus, so dass die vorderen Peritonealwände der beiden Cölomsäcke (*P^1*, Taf. 23 Fig. 6—11) allmählich bis zur Berührung mit der Gehirnanlage vorgeschoben werden. Auf diese Weise erweist sich das Kopfcölom der ausgebildeten Form als einfache Fortsetzung der secundären Leibeshöhle des ersten Rumpfsegmentes. Ein besonderes Kopfmesoderm im Sinne von SALENSKY giebt es nicht. Als solches erschien ihm wahrscheinlich jene Ansammlung von Mesenchymzellen, die im präoralen Theile der jungen Trochophora von *Psygmobranchus* vorhanden ist. Mit den cölomatisch-peritonealen Gebilden dieses Körperabschnittes aber hat dieselbe absolut nichts zu schaffen, denn die letzteren nehmen alle vom Somitpaare des ersten Rumpfsegments her ihren Ursprung.

Die Bildung der secundären Kopfhöhle begleiten ganz ähnliche Vorgänge, wie wir sie im Rumpfabschnitt kennen gelernt haben. So wird das Kopfmesenchym vom Peritonealepithel einerseits an die

Körperwand und die mit ihr zusammenhängenden Ectodermgebilde, andererseits an den betreffenden Darmabschnitt fest angepresst. Das mediale Mesenchymgewebe geht dann hier später fast ganz in der Bildung der Muskulatur des Mundes, des Schlundes und des Ösophagus auf. Aus dem lateralen Kopfmesenchym dagegen, welches zum Theil in die am Prostomium hervorwachsenden Kopfanhänge hineinrückt, entstehen verschiedene Mesenchymmuskeln und Stützgewebe des Kopflappens und der Kopfkiemen (*TPy*, Taf. 23 Fig. 6—11; Taf. 24 Fig. 18, 21). In die letzteren wachsen später Ausläufer der beiden vordersten Cölomsäcke hinein, so dass auch diese Organe schließlich ihre innere Peritonealhülle erhalten.

Aus den epithelialen Wandungen des ersten Cölomhöhlenpaares wachsen außerdem noch, im Bereiche der Seitenlinien, zwei solide Zapfen nach hinten vor, die sich in die Wimpertrichter des ersten und einzigen, definitiven Nephridienpaares von *Psygmobranchus* verwandeln, wie ich das bereits früher dargestellt habe (1888).

Die Mesodermgebilde der Larve von *Polygordius*.

Die Untersuchungen Hatschek's über die Entwicklung von *Polygordius* sind so allgemein bekannt, dass ich es wohl unterlassen kann, dieselben hier zu referiren. Zu seinen ersten Beobachtungen (1878) fügte Hatschek später noch einige Ergänzungen hinzu (1885), die sich hauptsächlich auf die endgültige Ausbildung des Kopfes während der Metamorphose bezogen.

Die von Hatschek über die Entwicklung des Mesoderms bei *Polygordius* ermittelten Thatsachen hat nachher Fraipont (1887) in seiner Monographie im Allgemeinen bestätigt. Die Abweichungen aber, zu denen letzterer Forscher bei seinen Beobachtungen gelangte, glaubte er dadurch erklären zu können, dass die von ihm und von seinem Vorgänger untersuchten Larven zwei verschiedenen Arten von *Polygordius* angehören müssten.

Von den abweichenden Angaben, welche wir in Bezug auf die Mesodermbildungen in den Arbeiten der beiden genannten Autoren finden, ist vor Allem die verschiedene Darstellung des ersten Erscheinens der inneren Metamerie hervorzuheben. Nach Hatschek's Beschreibung gliedern sich bekanntlich die Mesodermstreifen in die metameren Folgestücke, und dann erst treten in diesen, anfangs soliden Somiten die Cölomhöhlen auf. Fraipont dagegen behauptet,

dass die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle durch in gleichen Abständen hinter einander erfolgendes Auseinanderweichen der Elemente in den intacten, also nicht zuvor in Somite zerlegten Mesodermstreifen entstehen. Die directe Folge dieser Controverse ist eine verschiedene Erklärung der Dissepimentbildung. Nach Fraipont's Ansicht erscheinen die Dissepimente als intersegmentale Theile der Mesodermstreifen, die vom Delaminationsprocesse unberührt geblieben sind, wesshalb sie anfangs einfache Scheidewände zwischen den successiven Cölomhöhlen vorstellen sollen. Im Gegentheil müssen dieselben nach der Darstellung von Hatschek schon von vorn herein je aus zwei epithelialen Blättern bestehen, welche zwei auf einander folgenden Somiten angehören, wie es auch Hatschek beschrieb.

Fraipont verdanken wir außer einer detaillirteren Beschreibung des feineren Baues der Larvenmuskeln, der Histogenese der definitiven Längsmuskulatur und der ersten Gefäßbildung auch genauere Angaben über das weitere Schicksal der vordersten Mesodermstreifenabschnitte. Allein, trotzdem Fraipont das beginnende Vorwachsen derselben in die Kopfregion erkannt hatte, sich also bereits auf dem besten Wege zu einer richtigen Auffassung dieses Vorganges befand, so blieb ihm die wahre Bedeutung desselben dennoch unbekannt, da seine Versuche, die Larven bis zur vollen Umwandlung in den jungen Wurm zu züchten, fehlschlugen. Somit musste denn auch die interessante Frage nach der morphologischen Bedeutung der definitiven Kopfhöhle hier wiederum offen bleiben.

Ferner hat uns Fraipont eine ausführliche Beschreibung der larvalen Nephridien oder sogenannten Kopfnieren geliefert, deren Geschlossensein gegen die primäre Leibeshöhle hin wir seiner Zeit unabhängig von einander entdeckten. Die Hatschek'schen Längscanäle, die sich nachträglich in die metameren Segmentalorgane gliedern sollen, konnten wir beide nicht zu Gesichte bekommen. Nichtsdestoweniger hielt sich Fraipont nicht für berechtigt, das Vorhandensein derselben bei der von Hatschek untersuchten Form in Abrede zu stellen und war viel eher zur Annahme geneigt, dass er selbst die betreffenden Entwicklungsstadien des Nephridialsystems übersehen haben könnte.

In einer Arbeit über die Mesodermstreifen der Anneliden theilt uns Wilson (1890) mit, dass bei der Larve des amerikanischen *Polygordius*, welcher der neapolitanischen Art im Allgemeinen sehr ähnlich sei, keine echten Urmesoblastzellen vorkämen, an ihrer Stelle dagegen am hinteren Ende der Streifen, selbst im jüngsten Trocho-

phorastadium, je zwei oder drei nur etwas größere Zellen vorhanden seien. Nur ein einziges Mal, und da auch nur auf der einen Seite, habe er bei seiner Larve eine einzige Mesodermpolzelle beobachtet. Daher vermuthet Wilson in den Beobachtungen von Hatschek und Fraipont einen Beobachtungsfehler und glaubt, sie könnten vielleicht die einzelligen Analdrüsen, die am Hinterende der Trochophora von *Polygordius* gelegen sind, irrthümlicher Weise für Terminalzellen der Mesodermstreifen gehalten haben. Diese Vermuthung hält Wilson um so mehr für wahrscheinlich, als weder Hatschek noch Fraipont in ihren Darstellungen jene sogenannten Analblasen erwähnen.

Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auf die Larve von *Polygordius neapolitanus* und umfassen dieselbe Entwicklungsperiode wie die Untersuchungen Hatschek's. Sie beginnen mit dem jüngsten Trochophorastadium und schließen mit dem jüngsten Wurmstadium ab. Es gelang mir mehrfach, die pelagisch gefischten Larven in zugedeckten, weiten Cylindergläsern mit filtrirtem Seewasser, welchem einige möglichst reine und frische Ulvablätter beigegeben waren, bis zum Ablauf der Metamorphose zu züchten. Das sonst mit Erfolg verwendbare Durchlüften des Wassers erwies sich in diesem Falle als schädlich, indem die hierbei unvermeidbaren Strömungen die Larven zu sehr beunruhigten, sie häufig an die Gefäßwände antrieben und so ihren baldigen Untergang verursachten.

Das Untersuchungsmaterial hatte ich größtentheils nach der im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Conservirungsmethode behandelt. Später jedoch habe ich mit gutem Erfolge noch zwei andere Gemische angewandt. Das eine bestand aus 3 Volumtheilen einer gesättigten Sublimatlösung und 1 Theile Eisessig; im zweiten Gemisch war das Sublimat durch eine concentrirte, wässerige Pikrinsäurelösung ersetzt.

Dank den verbesserten Untersuchungsmethoden ist es mir gelungen, in der Entwicklungsgeschichte von *Polygordius* gewisse Thatsachen zu ermitteln, die meinen Vorgängern entgangen sind. Hier wäre vor Allem fast das ganze Rumpfmesenchym zu nennen, welches Hatschek und Fraipont bei der jungen Trochophora übersehen haben, und zwar augenscheinlich desswegen, weil der größte Theil dieser Elemente, von den dem Integument anliegenden Mesodermstreifen fest an das Ectoderm angepresst, bei ungünstiger Conservirung von dem letzteren kaum oder gar nicht zu unterscheiden sind.

Es hat sich nun erwiesen, dass auch hier, wie bei der Larve von *Psygmobranchus*, das Mesoderm kein einheitliches Gebilde darstellt, sondern sich aus verschiedenen, heterogenen Bestandtheilen zusammensetzt, nämlich aus den Mesodermstreifen, dem embryonalen Mesenchym und den genetisch dem letzteren angehörigen Larvenmuskeln.

Von primären, larvalen Muskeln ist bei der jungen Trochophora von *Polygordius*, wie das schon Hatschek beschrieb, das ventrale Längsmuskelpaar besonders gut ausgebildet. Diese beiden Muskeln gehen bekanntlich von der Scheitelplatte aus, durchziehen zu beiden Seiten des Mitteldarms die primäre Leibeshöhle und inseriren sich am Ectoderm auf dem Niveau der vorderen Mesodermstreifenenden. Die detaillirten Abbildungen Fraipont's zeigen uns deutlich den mesenchymatösen Charakter der besagten Muskeln. Das entsprechende dorsale Paar ist sehr viel weniger entwickelt und wird durch zwei größere, verästelte Muskelzellen repräsentirt, deren vordere Endzweige im Bereiche des präoralen, deren hintere im postoralen Abschnitte der Trochophora am Ectoderm angeheftet sind.

Kürzere Muskelzellen sind ferner zwischen Vorderdarm und Integument radial um die Speiseröhre herum ausgespannt; nach Hatschek's Ansicht functioniren sie als Dilatatoren des Mundes und des larvalen Ösophagus. Ähnliche Elemente, jedoch in weit geringerer Anzahl, beobachtete Hatschek am Dünndarm.

An der Innenseite des präoralen Wimperringes fand er bei der jüngsten Trochophora spindelförmige Zellen, die etwas später einen typischen Ringmuskel herstellen.

Das Vorhandensein aller aufgezählten Larvenmuskeln kann ich auf Grund eigener Beobachtungen bestätigen. Nur sah ich nicht, eben so wenig wie Fraipont, jene Muskelfasern, die nach Hatschek's Angabe von der Scheitelplatte zum Ösophagus ziehen sollen; doch muss ich gestehen, dass ich dieselben nicht gerade besonders gesucht habe, also vielleicht auch übersehen haben könnte. Das unbeständige Vorkommen der beiden größeren, dorsalen Muskelzellen, von welchem Fraipont berichtet, habe ich nicht bemerkt.

Wie bereits angedeutet, liegen die beiden Mesodermstreifen bei der Polygordius-Larve dem Ectoderm fest an; zwischen ihnen und dem Mitteldarm dagegen befindet sich die anfangs recht geräumige, primäre Leibeshöhle. Die Lagebeziehungen der Mesodermstreifen bei der jüngsten Larve sind schon von Hatschek auf seiner Fig. 35, welche die untere Hemisphäre einer sehr jungen Trocho-

phora darstellt, im Allgemeinen richtig wiedergegeben. An gut gefärbten Totopräparaten treten die genannten Bildungen bereits bei schwächerer Vergrößerung ganz deutlich hervor. Zu beiden Seiten, dicht vor dem After, mit dünnem Hinterende beginnend, werden die Mesodermstreifen, die nach rechts und links aus einander weichen, allmählich breiter und enden ungefähr auf der vorderen Grenze des eben angedeuteten Rumpfkegels mit ziemlich breitem Vorderrande.

Hier sei nun bemerkt, dass ich niemals ein so hochgradiges Divergiren der Mesodermstreifen gesehen habe, wie es Hatschek in seiner Fig. 58 abbildet, wo beide Streifen geradezu in eine Querebene zu liegen kommen. Ich fand sie stets ein wenig nach vorn gerichtet, und zwar in der Weise, dass sie im bezüglichen Stadium mit der Sagittalebene gewöhnlich je einen Winkel von 45 Grad bildeten (Taf. 12 Fig. 1); mit einander bilden die beiden Mesodermstreifen also anfangs ungefähr einen rechten Winkel, der dann später immer kleiner wird. Diese gegenseitige Annäherung der Mesodermstreifen ist zuerst eine passive und erfolgt dadurch, dass der dreieckige Ectodermabschnitt zwischen ihnen allmählich schmäler wird, indem die Elemente desselben, welche in die Bildung der Bauchmarksanlage eingehen, sich in vertikaler Richtung strecken und sich dabei aus ursprünglich breiten und flachen in hohe, aber sehr dünne Zellen verwandeln. Nachher tritt natürlich auch ein Breitenwachsthum der Mesodermstreifen selbst auf, und der ganze Vorgang findet endlich in der gegenseitigen Berührung der beiden Streifen längs der Medianebene seinen Abschluss.

Bei der Larve des neapolitanischen *Polygordius* habe ich nun immer am Hinterende der Mesodermstreifen ein Paar typischer Urmesoblasten vorgefunden, wie es auch Hatschek und Fraipont darstellten. Dabei konnte ich diese Polzellen nicht bloß bei der jüngsten, noch unsegmentirten Trochophora, sondern selbst noch bei viel älteren Larven ganz deutlich erkennen (*MP*, Taf. 12 Fig. 1—7, 18). Gleichzeitig sah ich stets auch jene Analdrüsen (*Ad*), welche Wilson erwähnt, so dass eine Verwechslung der beiderlei Gebilde jedenfalls ausgeschlossen war. Dennoch bin ich weit davon entfernt, die Richtigkeit der Beobachtungen Wilson's anzuzweifeln, da es sich dort eben um eine amerikanische, also vielleicht ganz andere Species handelt, bei welcher die Urmesoblasten in den beobachteten Stadien auch wirklich fehlen oder sich in eine Mehrzahl von Zellen aufgelöst haben können.

Bezüglich der Lage der Urmesoblasten hätte ich noch

hinzuzufügen, dass ich sie niemals in der Sagittalebene an einander liegend gefunden habe, wie das Hatschek (Fig. 58) und auch Fraipont (Taf. 15 Fig. 8) abgebildet haben. In dieser Beziehung muss ich Wilson Recht geben, wenn er behauptet, dass eine solche Lage bei der Trochophora von *Polygordius* die Analdrüsen einnehmen (*Ad*, Taf. 12 Fig. 1); doch liegen dieselben jedenfalls ganz oberflächlich, im Ectoderm selbst, und werden daher wohl kaum von Hatschek und Fraipont mit den tiefer gelegenen Polzellen der Mesodermstreifen verwechselt worden sein können. Es sind die besagten Analdrüsen zwei große, blasig aufgetriebene, ovale Zellen, gewöhnlich mit abgeflachtem, wandständigem Kerne und wasserhellem Inhalt, augenscheinlich einem Producte ihrer Drüsenthätigkeit; sie bleiben sehr lange bei der Larve erhalten. An die Analdrüsen angrenzend, bemerkt man rechts und links von ihnen im Ectoderm zunächst je eine besondere Zellgruppe (*My*), von welcher später die Rede sein wird, und dann erst folgen die beiden Mesoblasten (*MP*).

Die Structur der Mesodermstreifen lässt sich zum Theil schon an Totopräparaten ermitteln (Taf. 12 Fig. 1), indem man dieselben durch das dünne Ectoderm des Rumpfkegels, dessen ovale Kerne anfangs stark abgeflacht sind und daher blass gefärbt erscheinen, recht gut beobachten kann. Viel deutlicher treten natürlich alle Details hervor, wenn man das betreffende Integumentstück abpräparirt und mit dem innen anhaftenden Mesodermstreifen, nach oben gekehrt, untersucht (Taf. 12 Fig. 2). An dergleichen Präparaten sowie auf Schnitten (Taf. 12 Fig. 4, 7, 18) erkennt man sofort die Urmesoblasten (*MP* an ihrer ansehnlichen Größe. Der Kern derselben ist recht groß, hell, bläschenförmig, mit einem starken Kernkörper versehen und von einem beträchtlichen Quantum feinkörnigen Protoplasmas umgeben. Die übrigen Elemente der Mesodermstreifen sind, abgesehen von ihren weit geringeren Dimensionen, ihrem Charakter nach den Polzellen im Ganzen sehr ähnlich und bilden, dicht an einander gepresst, ein fest gefügtes Gewebe.

In den anfangs soliden und durchaus einheitlichen Mesodermstreifen treten bereits sehr früh die ersten Anzeichen der Metamerenbildung auf. In dieser Hinsicht sind die Beobachtungen Hatschek's viel richtiger als diejenigen Fraipont's, der das erste Entstehen der Somite augenscheinlich übersehen hat. Diese Controverse wird wahrscheinlich in der ungünstigen Wahl der Conservirungsmethode durch Fraipont ihre Ursache haben.

Die beiden angeführten Abbildungen Taf. 12 Fig. 1, 2) beziehen sich auf noch viel jüngere Entwicklungsstadien als die Fig. 59 von Hatschek. Hier sehen wir nun, dass auf die Urmesoblasten zunächst ein ganz kurzer, schmaler Streifenabschnitt folgt, in welchem die Zellen einschichtig angeordnet sind; daran schließt sich ein nach vorn zu dicker und allmählich breiter werdender, zweischichtiger Theil an, der nur an seiner dorsalen Kante aus einer einfachen Zellschicht besteht. Weiter haben sich schon zwei Somite (*III*, *II*) abgegliedert, und ganz vorn enden die Mesodermstreifen mit einem schmalen, transversalen Zellbande (*I*). Dieser vordere Querstreifen von Zellen und die nachfolgenden Somite sind durch spaltenförmige Gewebsunterbrechungen von einander geschieden, die an den Präparaten als scharf markirte, helle Linien erscheinen.

Der vordere, ganz schmale Abschnitt (*I*) der Mesodermstreifen liegt ungefähr auf einer Höhe mit dem Vorderrande des jungen Rumpfkegels. Wie deren weiteres Schicksal es zeigt, liefert dieses Paar transversaler Zellstreifen das Zellmaterial, aus welchem nachher das Somitpaar des ersten Segments entsteht. Vorläufig aber verharrt es noch lange in diesem rudimentären Zustande.

Die beiden folgenden Somitpaare (*II*, *III*) gehören dem zweiten und dritten Segmente an. Im mittleren Theile sind dieselben verdickt und zweischichtig, am dorsalen Rande dagegen nur einschichtig, und so verhält sich das zweite Somitpaar (*II*) auch an seinem ventralen Rande.

Die Somite des dritten Segments sind noch vollkommen compact, während sich in den beiden Somiten des zweiten Segments, im Bereiche des zweischichtigen Abschnittes, je ein Delaminationsspalt bemerkbar macht, der zur Bildung der secundären Leibeshöhle führt.

Der verdickte, zweischichtige Abschnitt der bereits gesonderten Somite und des folgenden Theiles der Mesodermstreifen, von dem sich nach und nach die weiteren Mesodermsegmente abgliedern, entspricht den nachherigen Lateralkammern der definitiven Segmenthöhlen, seine obere Grenze der Seitenlinie der ausgebildeten Form.

Im Bereiche der Mesodermstreifen befindet sich an der Innenseite des Ectoderms noch eine recht bedeutende Anzahl von Zellen, die nicht zu den Bestandtheilen der Mesodermstreifen gehören. Ihrer Lage und ihrem histologischen Charakter nach entsprechen dieselben dem Rumpfmesenchym der Larve von *Psygmobranchus*. Alle diese

Elemente haben einen unansehnlichen Zellkörper von unregelmäßiger, häufig spindelförmiger Gestalt; ihr Protoplasma ist hell, ihr Kern aber gewöhnlich ganz dunkel gefärbt, klein und von runder, ovaler oder gestreckter Form. Sie begleiten die Mesodermstreifen ihrer ganzen Ausdehnung nach, sich denselben einzeln oder gruppenweise, bald am oberen, bald am unteren Rande anschmiegend, oder sich zwischen die Streifen und das Ectodermepithel eindrängend (*my*. Weder Hatschek noch Fraipont haben das Vorhandensein dieser Zellen erkannt.

In einigem Abstande vom hinteren Ende der Mesodermstreifen wird die Anordnung der Mesenchymzellen eine regelmäßigere. Ein Theil derselben dringt in die intersegmentalen Spalten ein, welche die successiven Somite von einander trennen, und bekommt eine spindelförmige Gestalt. Aus ihnen entstehen später die Muskeln der Dissepimente. Ein anderer Theil, nämlich diejenigen Zellen, welche an den oberen und unteren Rand der zweischichtigen Somitabschnitte zu liegen kommen, liefert nachher die transversalen Muskelbänder, die die Lateralkammern der definitiven Leibeshöhle gegen die Centralkammern abgrenzen. An den hinteren Insertionsstellen des larvalen Bauchmuskelpaares schließen sich ferner den letzteren noch einige Mesenchymelemente an, die sich allmählich in der Längsrichtung ausdehnen, auch zu Muskelzellen werden und zur Verstärkung der ventralen Larvenmuskeln dienen.

Am Hinterende der Mesodermstreifen sind die Mesenchymzellen etwas größer und scheinen in der Fig. 2 unter den Urmesoblasten zu liegen. Die letzten von ihnen sind nun auch wirklich nach außen von den Mesodermpolzellen gelegen, wovon man sich schon am intacten Object überzeugen kann, und beurkunden sehr nahe Beziehungen zu jenem oben erwähnten Paare ectodermaler Zellgruppen (*My*), die rechts und links an die Analdrüsen direct anstoßen (Taf. 12 Fig. 1). Diese zwei Zellgruppen sind gegen das übrige Ectoderm scharf abgegrenzt, und die sie zusammensetzenden Elemente zeichnen sich durch ein viel helleres Protoplasma, sowie durch einen runden, sehr dunkeln Zellkern aus. In denselben vorkommende Kernmitosen, wie eine solche in der rechten Zellgruppe der angeführten Abbildung zu sehen ist, deuten auf einen regen Zellbildungsprocess hin, wobei die neu entstehenden Elemente in die Tiefe rücken und sich den übrigen Mesenchymzellen beigesellen. Das letztere lässt sich auf Schnitten deutlich erkennen. Wir haben es hier also mit der Bildung von Mesenchymelementen direct vom Ectoderm

her zu thun, wonach die beiden ectodermalen Zellgruppen, mit Berücksichtigung ihrer Lage in nächster Nähe des zukünftigen Afters, als adanale Mesenchymanlagen bezeichnet werden können.

Zur genaueren Untersuchung der jungen Mesodermstreifen und ihrer Beziehungen zu den benachbarten Geweben sind gewöhnliche Quer- und Längsschnittserien der Polygordiuslarve nicht ausreichend. Da die Mesodermstreifen anfangs im rechten Winkel nach vorn aus einander weichen, so muss die Trochophora in Vertikalschnitte zerlegt werden, welche mit der Medianebene einen Winkel von 45 Grad bilden; nur so erhält man wirkliche Längsschnitte des Mesodermstreifens der einen Seite (Taf. 12 Fig. 3—6) und genaue Querschnitte desselben Gebildes der anderen Seite (Fig. 6 bis 17).

Die beigefügten Abbildungen, die nach solch einer Schnittserie angefertigt wurden, repräsentiren ein noch jüngeres Entwicklungsstadium als die Larven, welchen die beiden vorhergehenden Zeichnungen entnommen sind.

Hier sehen wir dicht vor der Stelle, wo das hintere Darmende mit dem Integument verlöthet ist, zunächst die beiden Analdrüsen (*Ad* Fig. 4—6). Etwas vor ihnen liegen in der primären Leibeshöhle die Urmesoblasten (*MP*, Fig. 3, 4, 7), an welche sich die Mesodermstreifen (*M*) unmittelbar anschließen. Diese sind auf einer kurzen Strecke zuerst einschichtig (Fig. 4, 8, 9), dann aber zweischichtig (Fig. 4, 10, 11), und darauf folgen drei Paar deutlich abgegrenzter Somite (*III—I*), welche den drei vordersten Rumpfsegmenten entsprechen (Fig. 3—6, 12—16). Von ihnen ist das hinterste Paar (*III*) solid; im zweiten Paar dagegen bemerkt man die Sonderung eines verdickten, ventro-lateralen Abschnittes; in diesem beginnt in der parietalen Zellschicht, die durch einen Spalt vom dünneren, visceralen Blatte geschieden ist, die Differenzirung der Myoblasten der secundären oder definitiven, neuralen Längsmuskulatur (*mm*, Fig. 14). Die schmalen, abgeflachten Anlagen des vordersten Somitpaares (*I*) bestehen ebenfalls aus zwei Zellschichten: in der äußeren Schicht sind die Elemente auch ein wenig höher, in der inneren aber ganz flach. Im Bereiche der Seitenlinie, die hier etwas ventralwärts abweicht, springt aus dem Ectoderm jederseits eine eigenthümliche, rosettenförmige Zellgruppe nach innen vor (*R*, Fig. 5, 16, 17), deren Zellen bei der lebenden Larve von einer gelben, ölartigen Inhaltsmasse erfüllt sind. Indem diese Gebilde theilweise

in die rudimentären Somite des ersten Segments eindringen, theilen sie dieselben in je einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, die jedoch beide durch eine dünne Zellbrücke unter einander in Verbindung bleiben (*I*, Fig. 16).

Am hinteren Körperende treten wiederum zwischen den Analblasen und den Urmesoblasten die beiden ectodermalen Mesenchymanlagen deutlich hervor (*My*, Fig. 3—5, 6—8). In ihnen ist ein Theil der Zellen auf gleichem Niveau mit den Ectodermelementen der Umgebung gelegen, während andere Zellen ganz das Aussehen haben, als wenn sie sich aus dem Ectoderm auskeilten und im Begriff ständen, in die primäre Leibeshöhle hin auszuwandern. Von hier sich nach vorn hin ausbreitend, bilden die Mesenchymzellen (*my*) eine lockere, unregelmäßige Schicht. Den Urmesoblasten ausweichend, vertheilen sich diese Elemente hauptsächlich am dorsalen und ventralen Rande der Mesodermstreifen, so dass man in Folge einer solchen Anordnung, ähnlich wie bei *Psygmobranchus*, ein laterales und ein mediales Rumpfmesenchym unterscheiden kann. Mesenchymzellen finden wir ferner auch zwischen den Mesodermstreifen und dem Ectodermepithel, besonders im Bereiche der Seitenlinie (Fig. 3, 4, 7—10).

Etwas weiter nach vorn treten auf den Grenzen zwischen den einzelnen Somiten wieder jene spindelförmigen Mesenchymzellen als Anlagen der zukünftigen Dissepimentmuskulatur auf (*dm*. Fig. 3—6, 11, 15, 16). Sie scheinen die Abgliederung der Mesodermsegmente durch ihr Eindringen in das Gewebe der Mesodermstreifen zu befördern.

Auf Querschnitten durch das zweite Somitpaar (Fig. 14, 15) ist zu ersehen, dass diejenigen der dem Integument anliegenden Mesenchymzellen (*qm*), die nachher zu transversalen Muskeln werden, sich mit ihren freien, inneren Enden gegen den oberen und unteren Rand des verdickten Somittheils vordrängen und so gewissermaßen die Abfaltung eines Theils der Somatopleura einleiten, welche schließlich zur Lateralkammerbildung führt. Dieser Vorgang, der hier in seiner Anfangsphase erscheint, kommt auf älteren Stadien noch sehr viel deutlicher zum Ausdruck.

Dicht vor den oben erwähnten, rosettenförmigen Gebilden (*R*) sind die larvalen Bauchmuskeln (*lm*) mit ihren hinteren Enden an der Larvenhaut angeheftet, wo sich den letzteren einige junge Mesenchymmuskelzellen anschließen. Außerdem sind hier noch andere Elemente vorhanden, die in Folge ihrer dunklen, gestreckten

Zellkerne solchen jungen Muskelzellen sehr ähnlich sind; mit ihrem distalen Theile stecken sie aber im Ectoderm, während ihr inneres Ende in einen kurzen Fortsatz ausläuft, der sich den Elementen des Larvenmuskels anschmiegt (s. Fig. 16, 17). Die eben beschriebenen Verhältnisse machen es nun sehr wahrscheinlich, dass hier im Bereiche der Seitenlinie, in der Nähe der Pigmentrosette, eine Bildung mesenchymatöser Muskelzellen für das ventrale, larvale Längsmuskelpaar vom Ectoderm aus stattfindet.

An der Oberfläche des Darmes, sowie zwischen dem letzteren und dem Larvenintegument befinden sich vereinzelte Mesenchymzellen, die im hinteren Abschnitt der Trochophora schon an Totopräparaten deutlich hervortreten. Solche Elemente kommen auch noch weiter nach vorn vor, wo sie in beträchtlicher Entfernung von den Mesodermstreifen und vom Mitteldarm dem Ectoderm des Rückens dicht anliegen (Fig. 1). Über ihren Ursprung kann ich nichts Bestimmtes sagen; an gewissen Stellen aber erscheinen diese Zellen mit einem Ende in das Ectoderm eingesenkt und geben damit zur Vermuthung Anlass, dass sie vielleicht hier in situ aus dem Ectodermepithel ausgewandert sind.

Ein ganz ähnliches Verhalten der Mesenchymzellen habe ich gelegentlich auch im präoralen Abschnitt, vor Allem im Bereiche der Scheitelplatte und dort an den vorderen Enden der larvalen Längsmuskeln, sowie an den Wimpergrübchen beobachtet. Somit könnte es sein, dass das Kopfmesenchym der *Polygordius*-Larve, zu welchem noch die Ringmuskeln der adoralen Wimperkränze und des Vorderdarmes gehören, ebenfalls local, also ganz selbständig, vom Ectoderm her seinen Ursprung nimmt.

Mit dem Längenwachsthum des Rumpfkegels nimmt auch die Zahl der zur Abgliederung gelangenden Mesodermsomite zu. Bei älteren Larven kann man bekanntlich, von hinten nach vorn vorschreitend, alle auf einander folgenden Entwicklungsstufen der metameren Mesodermgebilde untersuchen, während am hinteren Körperende sowohl die Mesoblasten, als auch die adanalen Mesenchymanlagen noch in voller Thätigkeit zu finden sind. Gewisse Veränderungen in den gegenseitigen Beziehungen dieser Gebilde werden hier jedoch hervorgerufen durch das Auftreten eines neuen Larvenorgans, nämlich des analen Wimperkranzes mit seinem drüsigen Pigmentringe. Andererseits wäre noch zu bemerken, dass sämmtliche Theile der neu entstehenden, jungen Somite sich sehr viel schneller

entfalten, so dass alle Entwicklungsvorgänge im hinteren Rumpfabschnitte jetzt sehr bedeutend abgekürzt erscheinen.

Als Beispiel wollen wir eine Horizontalschnittserie vom hinteren Larvenende (Taf. 12 Fig. 18—22) eines Stadiums, wie es Hatschek auf seiner Fig. 24 abgebildet hat, betrachten.

Die Mesodermstreifen, welche sich mit ihren Rändern sowohl gegen die Bauchseite, als gegen den Rücken hin bereits ziemlich weit vorgeschoben haben, erscheinen parallel der Wölbung des Integuments und des Darmcanals gekrümmt. Daher erhalten wir fast nur an den mittleren Schnitten der Serie, welche die Gegend der Seitenlinie passiren (Fig. 22), ein richtiges Bild von der Dicke und Schichtung der Streifen. Bei den übrigen Schnitten aber, welche unter (Fig. 18—21) oder über (Fig. 23) diesem Niveau den Larvenkörper getroffen haben, bekommt man den Eindruck, als bestänen die Mesodermstreifen aus einer größeren Anzahl von Zellschichten, als es wirklich der Fall ist. Das kommt nun natürlich daher, dass die Schnitte hier schräg oder tangential zur oberen oder unteren Krümmung der Streifen geführt sind. In Wirklichkeit bestehen die letzteren jedoch auch in diesem Falle, wie überall, bloß aus den parietalen und visceralen Mesodermblättern der einzelnen Somite.

In dem bezeichneten Stadium haben sich die beiden Urmesoblasten (*MP*) vom hinteren Körperende etwas entfernt und liegen ein wenig mehr ventral, unmittelbar vor dem analen Wimperkranze. Vorn schließen sich denselben einige etwas größere Zellen an (Fig. 18—20), und darauf folgt der ganze übrige, segmentirte Abschnitt der Mesodermstreifen.

Die Gliederung der Streifen ist besonders deutlich gleich über und unter dem Niveau der Seitenlinien (Fig. 20, 21, 23), wo zwischen den einzelnen Somiten die mesenchymogenen Dissepimentmuskelzellen (*dm*) zu erkennen sind. Auf den untersten Schnitten der Serie verschwinden die Grenzen der Somite (Fig. 18, 19), indem hier die großen Myoblasten der secundären Bauchmuskulatur (*mm*), zur Bildung der continuirlichen Längsmuskelbänder zusammentretend, ohne jegliche Unterbrechung dicht an einander gefügt erscheinen. Auch im Bereiche der Seitenlinie (Fig. 22) ist die Segmentirung der Mesodermstreifen durch die in großer Anzahl dicht unter dem Ectoderm sich ansammelnden Elemente der transversalen Muskulatur (*qm*) sehr bedeutend verdunkelt.

Was nun die Somite selbst betrifft, so sind sie in nächster Nähe der Mesoblasten noch solid. Mehr nach vorn unterliegen sie

allmählich dem Delaminationsprocesse, welcher jedes Mal in der Lateralkammergegend beginnt, um sich von hier aus auf die übrigen Theile des betreffenden Mesodermsegmentes auszudehnen.

Auf den betrachteten Schnitten finden wir wiederum stellenweise einzelne Zellen, die sich aus dem Ectoderm der Seitenlinie gleichsam nach innen auskeilen (Fig. 21, 22; sie scheinen sich den mesenchymatösen Septenmuskeln (*dm*) und den Elementen der Quermuskulatur (*qm*) beizugesellen.

Die adanalen Mesenchymanlagen (*My*) haben ihre ursprüngliche Lage am hinteren Körperende beibehalten. Etwas oberhalb und seitlich von den Analdrüsen gelegen, nehmen sie jetzt den Raum zwischen dem Enddarme und dem analen Wimperkranze ein (Fig. 18—21). Die Basalzellen dieser Anlagen, welche noch immer im Ectoderm liegen, fahren fort sich stark zu vermehren und produciren eine recht bedeutende Anzahl von Mesenchymzellen (*my*), die sich zwischen den Darm, den analen Wimperkranz und die hinteren Enden der Mesodermstreifen nach vorn hin vorschieben (Fig. 18—23).

Der größte Theil der hier entstehenden Zellen wird später augenscheinlich zur Bildung der Ringmuskulatur des hinteren Körperendes verbraucht, die beim erwachsenen *Polygordius* an dieser Stelle zu recht ansehnlicher Ausbildung gelangt. Ein anderer Theil der Mesenchymzellen verwandelt sich jedenfalls in die radial angeordneten, kurzen spindelförmigen Muskelzellen des Schwanzabschnittes. Die übrigen Elemente aber scheinen ihren Bildungsort zu verlassen und sich längs der Oberfläche des Dünndarmes auszubreiten. Auf diese Weise, glaube ich, lässt sich der Ursprung jener Mesenchymzellen erklären, welche wir zwischen den Mesodermstreifen und dem Entoderm antreffen (*Dm*), und welche das Material zur Bildung der bei *Polygordius* übrigens rudimentären Ringmuskulatur des Darmes liefern.

Die Entwicklung der secundären Leibeshöhle beginnt, wie wir sahen, bereits sehr früh, fast gleichzeitig mit der Differenzirung der ersten Somite, und verläuft durchaus selbständig in jedem einzelnen Mesodermsegmente. Mit der Verlängerung des Rumpfkegels und Zunahme der Segmente wird eine immer größere Anzahl von Somiten vom Delaminationsprocesse ergriffen; das Resultat davon ist eine ganze Reihe paariger, metamerer Cölomsäcke mit einschichtig-epithelialen Wänden (Taf. 12 Fig. 27). Mit einem Worte, die Segmenthöhlenbildung verläuft bei *Polygordius* in der für die

Anneliden ganz allgemein charakteristischen Weise, wie das auch schon von Hatschek durchaus richtig dargestellt worden ist, aber nicht so, wie es später Fraipont beschrieb.

Indem die Segmenthöhlen in den schon vorher von einander geschiedenen Somiten sich bilden, giebt dieser Umstand zugleich die Ursache ab, warum die Dissepimente von Anfang an aus zwei epithelialen Blättern bestehen, die als hintere und vordere Wände je zwei auf einander folgenden Cölomsäcken angehören (Fig. 27). Die Dissepimentmuskeln *dm* aber, welche zwischen die beiden Lamellen eingeschlossen sind, entstehen selbständig aus dem embryonalen Mesenchym und durchaus unabhängig von den Mesodermstreifen, wie bereits oben gezeigt wurde.

Die Untereintheilung der einzelnen Segmenthöhlen in je eine rechte und linke Hälfte, welche für den erwachsenen *Polygordius* charakteristisch ist, steht ebenfalls in directem Zusammenhange mit der ganzen Entstehungsweise der secundären Leibeshöhle. Es lässt sich diese Erscheinung am besten an Querschnitten durch die Rumpfregion von älteren Larven (Taf. 12 Fig. 24—26) studiren.

Verfolgt man eine derartige Schnittserie vom hinteren Ende nach vorn, so bemerkt man, dass die Somite der beiden Seiten allmählich immer breiter werden und schließlich mit ihren ventralen und dorsalen Rändern in der Sagittalebene zusammenstoßen. Zu dieser Zeit haben sich aber dieselben schon in hohle Cölomsäcke verwandelt. Die inneren Höhlen, die zuerst im Bereich der Lateralkammern auftraten, haben sich von da aus auf die übrigen Theile der Somite ausgedehnt; indem sie sich noch mehr erweitern, rücken die medialen Wände der Säcke dicht an die Darmoberfläche heran. Über und unter dem Darme treten dabei die bezeichneten Wände der beiden Cölomsäcke ein und desselben Paares dicht an einander und bilden so die dorsalen und ventralen Mesenterien, die also ähnlich den Dissepimenten gleich von vorn herein aus je zwei Epitheliallamellen bestehen. Zwischen die letzteren gerathen nun diejenigen Elemente des medianen Mesenchyms (*mm*), die sich schon vorher im Bereiche der Sagittalebene befanden; sie geben nachher den Mesenterienmuskeln den Ursprung.

Von der Splanchnopleura bedeckt, liegen dem Entodermepithel vereinzelte Mesenchymzellen auf (*Dm* Fig. 24, 26); es sind das Elemente der zukünftigen Ringmuskeln, die nach der Darstellung Fraipont's beim erwachsenen *Polygordius* den Mitteldarm nur in den Querebenen der Dissepimente umgeben. Im Gegensatze zu

Fraipont's Ansicht zähle ich diese Elemente nicht zu den Bestandtheilen der intersegmentalen Septen, sondern möchte dieselben eher als den Rest einer einst viel stärker entwickelten Darmmuskulatur deuten.

Außer der symmetrischen Eintheilung der Segmenthöhlen in zwei Hälften kann man bei *Polygordius* bekanntlich noch die Lateralkammern von den Centralkammern unterscheiden. Die Anfangsstadien des Entwicklungsvorganges, welchem diese weitere Eintheilung des Cöloms ihren Ursprung verdankt, haben wir bereits bei der jungen Trochophora kennen gelernt: hier tritt derselbe nun noch deutlicher zu Tage Fig. 24, 25. Die Mesenchymelemente der in Entwicklung begriffenen Quermuskulatur *qm* finden wir dicht unterm Ectoderm sowohl längs der ganzen Seitenlinie, als auch am lateralen Rande der Bauchmarksanlage. Sich in die Länge streckend, wachsen die betreffenden Zellen in schräg transversaler Richtung einander entgegen, die einen nach unten, gegen die Medianlinie hin, die anderen umgekehrt nach oben und lateralwärts. In Folge dieses Processes kommen die seitlich unteren Partien des parietalen Mesodermblattes zur Abschnürung, welche entsprechende Cölomabschnitte in sich einschließen. Es entstehen auf diese Weise auf der Grenze zwischen den Lateral- und Centralkammern zwei schräge, horizontale Längsscheidewände, die sich aus je einem oberen und einem unteren Epithelialblatte mit den dazwischen befindlichen, mesenchymogenen Quermuskelbändern zusammensetzen. Ununterbrochen sind diese Scheidewände bei *Polygordius* nur im embryonalen Zustande; später dagegen reißen die Epithelplatten zwischen den einzelnen Muskelbündeln vermuthlich in Folge ungleichzeitig erfolgender Contractionen der letzteren durch.

Die Muskelzellen der transversalen Rumpfmuskulatur beurkunden im Jugendzustande zu den Ectodermstellen, wo sie sich inseriren, sehr intime Beziehungen. Häufig sieht man einige von ihnen mit einem Theile ihres Zellkörpers zwischen die Zellen des Larveninteguments eingebettet. Solche aus dem Ectoderm nach innen vorragende, junge Muskelzellen kann man sowohl an der oberen, als an der unteren Grenze der sich bildenden schräg horizontalen Längsscheidewände auf verschiedenen Larvenstadien wahrnehmen (Fig. 24, 25; 21, 22; 14). Da nun die Quermuskelbänder mit ihrem medianen Ende später auch bis zur ventralen Mittellinie reichen, wo sich außerdem die Mesenterienmuskeln zwischen den an einander stoßenden Bauchmarkshälften am Ectoderm anheften, so halte ich es nicht für

wahrscheinlich, dass bei der *Polygordius*-Larve Mesenchymzellen nicht nur längs den Seitenlinien, sondern auch längs den Rändern der in Entwicklung begriffenen Bauchmarkhälften direct aus dem Ectoderm entstehen. Diesen hier vermutheten ectodermalen Anlagen des lateralen und medianen Rumpfmesenchyms werden wahrscheinlich außer den Elementen der transversalen Muskulatur die Muskeln der Dissepimente, der Mesenterien und zum Theil auch die Muskulatur des Mitteldarmes ihren Ursprung verdanken.

Auf Querschnitten trifft man ab und zu noch vereinzelte, spindelförmige Mesenchymzellen an, welche, in transversaler Richtung nach außen von der Somatopleura gelegen, sich der Larvenhaut dicht anschmiegen (*cm*, Fig. 25, 2). In ihrer Gesammtheit stellen sie gewissermaßen eine rudimentäre, subcutane Ringmuskulatur dar. Das Vorkommen einer solchen bei der Larve in der mittleren Rumpfregion erscheint in Hinblick auf das Fehlen derselben bei der ausgebildeten Form, wo sie nur im Schwanzabschnitte gut entwickelt ist, von besonderem Interesse.

Die Epithelzellen des parietalen Mesodermblattes der Lateralkammern verwandeln sich schon sehr früh in Myoblasten der secundären Längsmuskulatur des Rumpfes (*lm*, Taf. 12 Fig. 14, 19, 24—26). Ihr Kern wird groß und bläschenförmig, und der zu ansehnlicher Größe heranwachsende, feinkörnige Plasmakörper producirt an der basalen, äußeren Oberfläche die Muskelfibrillen. Derselbe Vorgang findet etwas später auch im dorsalen Abschnitt der Somatopleura statt (*lm*).

Die Entwicklung der definitiven Längsmuskulatur haben Hatschek und Fraisse in der Weise dargestellt, als würde eine jede Muskelfaser von einer ganzen Reihe auf einander folgender Myoblasten gebildet, während andererseits eine jede solche Muskelbildungszelle in der Querrichtung sich an der Ausscheidung mehrerer contractiler Fasern betheilige. Die erste Hälfte dieser Behauptung beruht nun unbedingt auf einem Beobachtungsfehler. Es gehört nämlich eine jede Faser, so lang sie auch sein mag, genetisch stets bloß einer einzigen Muskelzelle an. Die Myoblasten der secundären, ventralen und dorsalen Längsmuskelbänder sind eben echte Epithelmuskelzellen mit prismatischem Plasmakörper, der den Zellkern enthält und lange Zeit mit den entsprechenden Theilen der benachbarten Elemente in epithelialem Zusammenhange verharrt. Nur der nach außen gekehrte Basaltheil

einer jeden Zelle streckt sich allmählich parallel zur Längsachse des Körpers in zwei entgegengesetzten Richtungen, d. h. nach vorn und nach hinten aus, und in diesem sogenannten Muskelfortsatze geht die entoplasmatische Production der contractilen Primitivfibrillen vor sich. Da die einzelnen Muskelfortsätze sich später nicht bloß über die ursprünglichen Grenzen des betreffenden Myoblasts, sondern weit über die Grenzen ihres Segments hinaus ausdehnen, so drängen sie sich unter die Plasmakörper der davor- und dahintergelegenen Epithelmuskelzellen vor. In Folge derartiger gegenseitiger Beziehungen der einzelnen Theile der secundären Längsmuskulatur erhält man bei einer Betrachtung derselben von der Fläche nur allzu leicht den durchaus unrichtigen Eindruck, als gehöre eine jede Muskelfaser ihrer Länge nach einer ganzen Reihe von Zellen an, wie das eben HATSCHEK und FRAIPONT auch glaubten.

Bei fortschreitender Entwicklung faltet sich die fibrillenführende Basalfläche der einzelnen Myoblasten derartig zusammen, dass sie auf dem Querschnitte eine U-förmige Krümmung zeigt. Als Endresultat einer solchen Umwandlung ergeben sich die bekannten, äußerst langen Muskelfasern in ihrer charakteristischen Gestalt schmaler, dünner, auf die hohe Kante gestellter Bänder, in denen die contractilen Primitivfibrillen am Außenrande und an den beiden Breitseiten, also in zwei Schichten angeordnet sind. Eine jede dieser bandförmigen Muskelfasern mit dem anhaftenden, kernführenden Plasmakörper hat somit den Werth einer einzelnen Zelle. Aus dem sehr schmalen Binnenraume, welcher sich zwischen den beiden Fibrillenlagen der Breitseiten befindet, zieht sich das unverändert gebliebene Protoplasma allmählich fast ganz an die proximale, dem Cölom zugekehrte Kante der einzelnen Muskelelemente zurück und bildet schließlich hier das sogenannte Muskelkörperchen mit dem Zellkern, so dass die Myoblasten der secundären Längsmuskulatur im Allgemeinen nunmehr eine große Ähnlichkeit mit den Muskelzellen der Ascariden beurkunden.

Auf der ganzen übrigen Strecke werden die Wandungen der Cölomsäcke immer dünner und verwandeln sich endlich in das typische Peritonealepithel, welches alle inneren Organe einhüllt. Zu welcher Zeit sich der peritoneale Überzug an der Innenfläche der Längsmuskulatur bildet, der wahrscheinlich durch eine Abspaltung der inneren Theile der betreffenden Muskelkörperchen entsteht, ist mir unbekannt geblieben. Jedenfalls aber differenzirt sich derselbe erst sehr spät, nach vollem Ablauf der Metamorphose, da bei den

ältesten Larven und selbst bei den jungen, in der Gefangenschaft gezüchteten Würmchen die neuralen und hämalen Längsmuskelbänder stets noch den Charakter eines einfachen, einer jeglichen inneren Deckschicht entbehrenden Epithelmuskelgewebes zeigt.

Mit der Entwicklung der Mesenterien und Dissepimente steht die Bildung der Blutgefäße im engsten Zusammenhange. Die beiden Längsstämme, nämlich das Rücken- und Bauchgefäß, entstehen durch Auseinanderweichen der beiden Peritonealblätter der Mesenterien oberhalb und unterhalb des Darmcanals. In ganz ähnlicher Weise rücken dann auch die vorderen und hinteren Blätter der Dissepimente rings um den Mitteldarm herum zur Bildung des Lumens der intersegmentalen Ringgefäße aus einander (*Vc*, Taf. 12 Fig. 28). Der Binnenraum des Gefäßsystems erscheint somit in diesem Falle als eine locale Wiederherstellung gewisser Abschnitte der primären Leibeshöhle.

Betrachten wir nun das weitere Schicksal des vordersten Somitpaares (*I*).

Wir haben dasselbe in einem noch ganz rudimentären Entwicklungsstadium verlassen, wo es als ein Paar schmaler, transversaler Zellbänder am Vorderrande des nur erst angedeuteten Rumpfkegels erschien (Taf. 12 Fig. 1—6, 16). Die Anzahl der Zellen, aus welchen sich die Somite des ersten Rumpfsegments zusammensetzen, nimmt sehr langsam zu, so dass sich die breiter werdenden, queren Zellbänder mit ihrer vorderen Kante nur ganz allmählich in den blasig aufgetriebenen Vordertheil der Trochophora vorschieben. Erst in dem Stadium der Fig. 26 von Hatschek erscheinen in ihnen die Cölomhöhlen in Gestalt eines Paares zuerst ganz unbedeutender Delaminationsspalte (Taf. 12 Fig. 27). Wenn der gegliederte, wurmförmige Rumpfabschnitt bereits eine beträchtliche Länge erreicht hat, so befindet sich der Vorderrand dieser beiden, flachen Cölomsäckchen erst ungefähr auf dem halben Wege vom cylindrischen Rumpftheile zu den oralen Wimperkränzen (Taf. 12 Fig. 28). Ihre Höhlen haben sich jetzt ein wenig erweitert.

Im ersten Segmente bilden sich nun ganz eben so, wie in allen übrigen, transversale Muskeln, wodurch die Lateralkammern der secundären Leibeshöhle von den Centralkammern zur Abgrenzung gelangen, hier jedoch mit dem Unterschiede, dass sich dieser Vorgang auf den hinteren Theil der Cölomsäcke beschränkt und niemals über die Querebene der Wimperkränze nach vorn zu fortschreitet. Daher bleiben die Lateral- und Centralkammern in offener Commu-

nication mit den keiner derartigen Untereintheilung unterliegenden vorderen Abschnitten des ersten Cölomhöhlenpaares.

In dem Stadium, welches der Fig. 31 HATSCHEK's entspricht, haben die vorderen Wände der beiden ersten Cölomsäcke das Niveau der Wimperkränze überschritten; noch etwas später, wenn nach Reduction der Kopfblase das Prostomium allmählich seine definitive Gestalt annimmt (Taf. 12 Fig. 29), sind die Säckchen bis dicht an das Gehirn vorgewachsen und erreichen dieses auch schließlich mit der vollkommenen Verwandlung der Larve in die ausgebildete Form. Auch bei *Polygordius* wird somit die primäre Kopfhöhle durch die secundäre Leibeshöhle vollständig verdrängt, und die letztere erscheint hier gleichfalls als unmittelbare Fortsetzung der Cölomhöhlen des vordersten Somitpaares, welches seinem Ursprung nach dem ersten Rumpfsegmente angehört. Es folgt hieraus ferner, dass der Kopflappen keine eigenen Mesodermsomite besitzt.

Der Ursprung des Peritoneums der Kopforgane und das Vorwachsen der secundären Längsmuskulatur aus dem Rumpfe in den präoralen Körperabschnitt hinein ist nach dem Vorhergehenden von selbst verständlich. Sobald die Wände der beiden ersten Cölomsäcke im vordersten Abschnitt des Kopflappens zusammentreffen, muss es auch hier zur Bildung medianer Mesenterien kommen. Wenn aber solche bei der ausgebildeten Form nicht vorhanden sind, so ist das jedenfalls eine secundäre Erscheinung, die sich vermuthlich auf dieselben Ursachen zurückführen lässt, wie das Schwinden der vordersten Dissepimente bei sehr vielen Anneliden, nämlich auf eine starke Entfaltung der Muskulatur des Mundes und des Schlundes.

Woher die Mesenchymzellen des Kopflappens stammen, die nach den Angaben meiner Vorgänger später in beträchtlicher Menge auftreten und nach der ursprünglichen Ansicht HATSCHEK's am Aufbau des Kopfperitoneums sich betheiligen sollen, habe ich nicht direct verfolgt. Ob sie nun durch Vermehrung der bereits auf jüngeren Stadien an der Scheitelplatte bemerkbaren Mesenchymelemente (*my* Taf. 12 Fig. 28) oder vielleicht durch locale Auswanderung aus dem Ectoderm entstehen, worauf einige Andeutungen in meinen Präparaten sich vorfanden, das werden erst erneuerte Beobachtungen endgültig klarstellen müssen. Mit Bestimmtheit kann ich jedoch behaupten, dass sich derartige Zellen niemals vom vorderen Rande der Mesodermstreifen oder Somite ablösen, wie das HATSCHEK und FRAIPONT angegeben haben.

Während der Metamorphose häufen sich die bezeichneten Zellen ganz besonders im vordersten Kopftheile an, wo sie beim erwachsenen *Polygordius* jenes complicirte, mesenchymatöse Muskelgebälk des Kopflappens herstellen. Unter Anderem gehören hierher auch die Muskeln der Tentakel und die Retractoren der Wimpergrübchen.

Unaufgeklärt bleibt einstweilen auch der Ursprung der Schlundmuskulatur; nur so viel ist für mich jedoch ausgemacht, dass sich dieselbe ohne jeglichen genetischen Zusammenhang mit den Mesodermstreifen entwickelt. Die ersten Anlagen der Schlundmuskulatur treten schon ziemlich früh auf, und zwar in bedeutender Entfernung von allen Theilen des secundären Mesoderms. Da ich nun nirgends freie Wanderzellen in der primären Leibeshöhle der Larve angetroffen habe, so bleibt eben nur die Vermuthung eines localen Entstehens der Schlundmuskulatur aus dem Ectoderm, wahrscheinlich zum größten Theil vom ectodermalen Stomodäalepithel her, übrig.

Bei der jungen Trochophora sind bekanntlich um den kurzen Vorderdarm herum, der anfangs ein einfaches Rohr vorstellt, einige primäre Muskelzellen befestigt, welche von hier aus gegen die benachbarten Integumentpartien hin in verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Außerdem erscheint bei etwas älteren Larven, in einigem Abstande von der Mundöffnung, eine immer mehr zunehmende Anzahl von Mesenchymzellen, die an den Seitenwänden des Stomodäums ein Paar ziemlich compacter Zellanhäufungen bilden (*Pm*, Taf. 12 Fig. 30, 31).

Gleichzeitig hiermit werden an derselben Stelle am Larvenösophagus, etwas näher zu dessen unteren Oberfläche, ein Paar seitliche Ausstülpungen (*P*) bemerkbar; es sind die paarigen, sackförmigen Anlagen des definitiven Schlundes. Das Epithel dieser Aussackungen besteht aus schmalen, cylindrischen Zellen, weswegen ihre länglichen Kerne, die sich stärker färben als die Kerne des benachbarten Stomodäalepithels, dicht bei einander liegen und in Folge dessen dem ganzen Gewebe ein ziemlich dunkles Aussehen verleihen. Eine derartige Umwandlung des ursprünglich hellen Epithels greift später allmählich immer mehr um sich (*P*, Taf. 12 Fig. 29) und erstreckt sich bei dem ausgewachsenen *Polygordius*, wie aus den Abbildungen von Fraipont hervorgeht, über die ganzen Seitentheile und die Rückenwand des Pharyngealrohres. Das Zustandekommen des cylindrischen Schlundes aus den beiden sackförmigen

Anlagen hat man sich wahrscheinlich so vorzustellen, dass die wachsenden Wandungen der letzteren sich nach und nach erweitern, ausglätten und schließlich in zwei symmetrische Halbcylinder verwandeln, die zusammen den röhrenförmigen Pharynx herstellen. Die untere Wand und der distale Abschnitt des Larvenösophagus, die sich anfangs gar nicht verändern, werden nachher zum flachen Epithel der ziemlich geräumigen Mundhöhle, die einen Theil des im Ruhezustande gewöhnlich faltigen Schlundes in sich aufnimmt.

In den paaren Anhäufungen von Mesenchymzellen, welche die Anlage der Schlundmuskulatur repräsentiren, tritt mit der Zeit eine Spaltung in zwei Schichten ein *Pm*. Taf. 12 Fig. 31'. Nach Analogie mit anderen Anneliden, bei denen ich die Bildung des Pharynx und seiner Muskulatur beobachtet habe, gehen aus der äußeren Lage wahrscheinlich die Rüsselretractoren hervor, die auch beim erwachsenen *Polygordius* in zwei symmetrische Gruppen angeordnet sind. Was jedoch aus der inneren Mesenchymlage entsteht, ist schwer zu sagen, da nach Angabe von Fraipont eine Ring- und Radialmuskelschicht dem Schlunde von *Polygordius* ganz fehlen, die letztere aber von diesen beiden Muskelschichten in anderen Fällen sich gerade aus der inneren Lage der Mesenchymelemente entwickelt.

Den Beobachtungen Hatschek's zufolge findet die Bildung der Geschlechtsdrüsen auf Kosten von Verdickungen des Peritonealepithels statt, in denen die Zellen eine rundliche Form annehmen. Diese Anlagen sollen im Bereich der Lateralkammern, rechts und links vom Bauchmark, an der Unterseite der transversalen Muskelbänder auftreten. Obschon ich selbst die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei *Polygordius* nicht verfolgt habe, so erscheint mir doch der Widerspruch, welchen Fraipont gegen die diesbezüglichen Angaben Hatschek's erhebt, nicht ganz berechtigt. Fraipont erklärt sich mit Hatschek nur desswegen nicht einverstanden, weil er gefunden hat, dass beim erwachsenen *Polygordius* die Gonaden hauptsächlich der oberen Peritonealhülle der Transversalmuskeln angehören, während diejenigen Theile der Geschlechtsdrüsen, die sich an der Unterseite der besagten Muskeln bilden, degeneriren sollen. Es ist nun gar kein Grund vorhanden, dass diese unteren Gonadentheile, die Fraipont übrigens selbst abbildet *tes, ov*. Taf. 9 Fig. 1–3, nicht jenen ersten Anlagen der Geschlechtsdrüsen entsprechen könnten, die eben Hatschek beschrieben hat. Man kann sich doch leicht vorstellen, dass solche zunächst an der Unterseite

der Quermuskeln erscheinenden Anlagen allmählich auf die Oberseite der bezeichneten Muskelbänder hinaufwuchern und erst nachträglich in diesem oberen Theile zu stärkerer Ausbildung gelangen.

Die Entwicklung des Nephridialsystems von *Polygordius* habe ich noch vor Erscheinen der Monographie Fraipont's, also ohne Kenntnis der von ihm gewonnenen Resultate, untersucht, was übrigens Fraipont auch selbst erwähnt. Die von mir ermittelten Thatsachen haben zum Theil schon in den Monographien von Lang (1884) und Eisig (1887) kurze Berücksichtigung gefunden. Die Berichtigungen, welche ich nun auf Grund durchaus selbständiger Untersuchungen, aber doch im Einklange mit den nicht minder selbständigen Beobachtungen Fraipont's an der Hatschek'schen Darstellung anzubringen habe, werden demnach um so mehr ins Gewicht fallen, als sie eben zugleich von zwei verschiedenen Seiten ausgehen. Im Folgenden werde ich mich hauptsächlich auf die Differenzpunkte beschränken. Da uns ferner die Zeichnungen von Hatschek und Fraipont zur Verfügung stehen, so brauche ich hier keine neuen Abbildungen zu geben.

Die Larvennieren von *Polygordius* waren schon vor Hatschek von Metschnikoff (1871) beobachtet worden. Er beschrieb sie als zwei Röhrchen zu beiden Seiten des hinteren Darmendes der Larve, in denen er ganz richtig ein Paar provisorischer Excretionsorgane erkannt hatte. Im vollkommen ausgebildeten Zustande haben diese von Hatschek als »Kopfnieren« bezeichneten Organe bekanntlich je zwei Äste, von denen der längere Vorderast gewöhnlich mit zwei, der kürzere, im rechten Winkel dorsalwärts abbiegende Hinterast mit drei eigenthümlichen Endapparaten ausgerüstet ist. Die letzteren wurden seiner Zeit von Hatschek als gegen die primäre Leibeshöhle hin offene Wimpertrichter gedeutet.

Nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Fraipont und mir hat sich dieses als unrichtig erwiesen, indem es uns Beiden unabhängig von einander gelang, das Geschlossensein der inneren Endapparate der Larvennieren zu constatiren.

Wie aus den zahlreichen Abbildungen der Fraipont'schen Monographie und auf einer von meinen Zeichnungen (*PN* Taf. 12 Fig. 2) zu ersehen ist, werden gerade die Stellen, wo Hatschek das Vorhandensein der inneren Öffnungen vermuthete, von den runden, sich sehr intensiv färbenden Kernen der fünf Endzellen eingenommen. Direct unter dem Kerne befindet sich nun im Inneren einer

jeden dieser Zellen ein conischer Hohlraum, in welchen von dessen Boden her ein Bündel ziemlich langer Flimmerhaare, die sogenannte Wimperflamme, hineinragt. Indem sich der Binnenraum der Endzellen allmählich verengert, geht er unbemerkbar in das röhrenförmige Lumen des Excretionscanals vom entsprechenden Endaste über. Außerdem gehen in entgegengesetzter Richtung vom inneren Hohlraume der Endzellen noch ganz feine Canälchen aus, die in der Achse strahlenförmiger Fortsätze der Zelle, zwischen denen eine äußerst feine Membran trichterartig ausgespannt ist, verlaufen.

Die röhrenförmigen Abschnitte des Organs bestehen aus wenigen, der Länge nach an einander gereihten, durchbohrten Zellen.

Ihrem ganzen Baue nach gehören somit die Larvennieren von *Polygordius* jenem Typus von Excretionsorganen an, die Hatschek in seinem Lehrbuch der Zoologie als Protonephridien bezeichnet.

Aus der Darstellung und den Abbildungen Hatschek's (Fig. 72 bis 74) ist weiter ersichtlich, dass auch das folgende Nephridienpaar der Larve eben solche Endapparate besitzt, wie die sogenannten Kopfnieren. Diese Übereinstimmung hat sich nun in der That als eine ganz vollkommene herausgestellt, aber nicht im Sinne Hatschek's, der auch hier offene Wimpertrichter vermuthete, sondern indem auch das zweite Nierenpaar an seinen inneren Enden blind geschlossen ist. Dazu wäre noch hinzuzufügen, dass eine jede von diesen beiden Excretionsröhren, wenn sie vollständig entwickelt sind, nicht mit einer, sondern mit zwei Endzellen versehen ist, die sich in keiner Weise von den entsprechenden Theilen des ersten larvalen Nephridienpaares unterscheiden.

Die Endzellen des zweiten Protonephridienpaares hat übrigens auch Fraipont an einer Stelle (Taf. 12 Fig. 3) abgebildet, ohne jedoch erkannt zu haben, dass sie einem besonderen Paare larvaler Excretionsorgane angehören. Er hielt sie vielmehr für Theile einer besonders stark entwickelten »Kopfniere« (s. den betreffenden Passus in der Tafelerklärung).

Mit Ausnahme des Endapparates beurkundet das zweite Paar Larvennieren durchaus übereinstimmende Structur- und Lageverhältnisse mit den weiter folgenden, definitiven Nephridien, was bereits von Hatschek hervorgehoben worden ist. Diese Thatsache scheint mir ganz besonders beachtenswerth.

Der Nierenschlauch eines jeden Segmentalorgans oder Metanephridiums, nach der Terminologie von Hatschek, in dessen Innerem

man beim lebenden Objecte deutlich die Flimmerbewegung beobachten kann, und der sich im Allgemeinen an die Seitenlinie hält, beschreibt im mittleren Theile seines Verlaufs eine ventralwärts gebogene Curve. Dicht vor dem Hinterende des betreffenden Rumpfsegments befindet sich die äußere Öffnung. Mit ihrem Vorderende aber ragen die metameren Canälchen jedes Mal eine kurze Strecke weit in das nächstvorangehende Segment hinein, wo sie sich vermittels des Wimpertrichters in die secundäre Leibeshöhle öffnen. Der ganze Unterschied zwischen den Metanephridien und dem zweiten Paar Larvennieren besteht nur darin, dass bei den letzteren die blindgeschlossenen Endzellen die Wimpertrichter ersetzen. Allerdings treten bei der lebenden Larve die Canalwandungen des zweiten Protonephridienpaares recht deutlich hervor, während sie bei den gleich darauf folgenden Segmentalorganen nicht erkennbar sind, wie Hatschek ganz richtig bemerkte; doch ist es nicht schwer, sich diese Abweichung zu erklären. Das Vorderende des cylindrischen Rumpfabschnittes erweitert sich nämlich an der Grenze der Kopfblase ganz plötzlich, so dass hier die Excretionscanälchen vom entsprechenden Somitpaar eben nicht so fest an das Integument gepresst werden.

Hatschek zählt das vorderste Paar der Larvennieren zum Kopfabschnitt und bezeichnet das zweite Paar als Segmentalorgane des ersten Segments. Damit bin ich nicht einverstanden.

Bei der jungen Trochophora liegen die äußeren Öffnungen des ersten Protonephridienpaares auf einem Niveau mit dem vordersten Mesodermsomitpaare, dessen Vorhandensein Hatschek ganz entgangen war. Da nun dieses Somitpaar dem ersten Rumpfsegmente angehört, so ist die Bezeichnung jener Organe als Kopfnieren eben durchaus unrichtig. Aus ganz dem gleichen Grunde muss ferner das zweite Protonephridienpaar nicht zum ersten, sondern zum zweiten Segment gerechnet werden, wo es auch thatsächlich nach außen mündet.

Die *Polygordius*-Larve besitzt also zwei Paar nach dem Typus der Protonephridien gebauter Excretionsorgane, welche den beiden ersten Rumpfsegmenten angehören. Dabei unterscheidet sich das zweite Paar dieser larvalen Nieren von den bleibenden Metanephridien aller folgenden Segmente nur durch das Fehlen der Wimpertrichter, deren Stelle hier die die Excretionscanäle gegen die primäre Leibeshöhle hin abschließenden Endzellen einnehmen.

Die Angabe Hatschek's, dass sich die Wimpertrichter der Metanephridien später entwickeln sollen als die entsprechenden Nierenschläuche, und zwar aus den parietalen Wänden der Cölomsäcke, erscheint nach Analogie mit den Befunden bei *Psygmobranchus* recht wahrscheinlich. An Schnitten habe auch ich in der Splanchnopleura compactere Zellgruppen in einer solchen Lage beobachtet, dass man sie für Anlagen von Nephridialtrichtern halten könnte. Da ich jedoch deren endgültige Ausbildung nicht direct verfolgt habe, so will ich hierauf nicht weiter bestehen.

Was nun die allgemein bekannten von Hatschek beschriebenen Längscanäle betrifft, die seiner Zeit ein so großes Aufsehen erregt haben und auch heut zu Tage noch in verschiedenen Lehrbüchern eine große Rolle spielen, so habe ich sie nie zu Gesicht bekommen können.

An lebenden Larven habe ich Entwicklungsstadien des zweiten Protonephridienpaares von fast ganz demselben Aussehen untersucht, wie es Hatschek auf seiner Fig. 71 abbildet; nur besaßen dieselben noch keine äußere und natürlich noch viel weniger eine innere Öffnung. Das innere Ende der Organanlage erschien hier eingekerbt, und die beiden Endzellen waren bereits zu erkennen, obschon sie noch nicht ihre charakteristische Gestalt angenommen hatten. In der rudimentären Canallichtung war noch keine Flimmerbewegung wahrnehmbar. Die Entwicklungsstufe war nun unzweifelhaft dieselbe, aber von einem Verbindungscanal zwischen diesem Organ und der direct davor gelegenen »Kopfniere«, wie ihn Hatschek zeichnet, war keine Spur zu sehen.

Mich an die Angabe Hatschek's haltend, habe ich nach Verbindungsgängen zwischen den Metanephridien auf allen folgenden Larvenstadien gesucht. Allemal jedoch, sobald ich glaubte, den continuirlichen Längscanal endlich gefunden zu haben, erwies sich der letztere bei näherem Zusehen als optische Täuschung, und alle Segmentalorgane traten stets ganz deutlich als gesonderte Flimmercanälchen hervor.

Die ganze Angelegenheit mit den legendären »Segmentalgängen« von *Polygordius* lässt sich meiner Überzeugung nach in folgender Weise ganz einfach erklären. Wie bereits erwähnt, ragt ein jedes Nephridialröhrchen mit seinem vorderen Ende ein wenig in das nächst vorangehende Rumpfsegment hinein und wird in Folge dessen bei der geringsten Contraction des Wurmkörpers auf das hintere Ende des dicht davor nach außen mündenden Segmentalorgans

hinaufgeschoben. Dadurch erhält man nun den Eindruck, als bildeten die einzelnen Flimmerröhrchen einen einheitlichen Längscanal, der sich durch eine Reihe auf einander folgender Segmente ununterbrochen fortsetzt. So, glaube ich, werden die Bilder zu Stande gekommen sein, wonach Hatschek seine Figg. 72 und 73 gezeichnet hatte.

Da trotz aller Bemühungen weder Fraipont noch ich die besprochenen Längscanäle auffinden konnten, wie auch Bergh (1885) von sich behauptet, so bleibt Einem eben nichts Anderes übrig, als die schon von Eisig (1887, pag. 662) diesbezüglich gemachte Schlussfolgerung gelten zu lassen: »was Niemand sehen kann, ist auch nicht da«.

Die von Hatschek beschriebenen Längscanäle sind also in Wirklichkeit nicht vorhanden; die Excretionsschläuche aller Nephridien, sowohl der provisorischen, als auch der definitiven, bilden sich unabhängig von einander, ein jedes Paar durchaus selbständig im Bereiche seines Segments.

Allerdings glaubte Fraipont die Angaben Hatschek's dadurch aufrecht erhalten zu können, dass er die Neapler und Triester *Polygordius*-Larven als zwei verschiedenen Arten angehörig erklärte; doch sind die Gründe, welche er dafür anführt, keineswegs stichhaltig.

Der angebliche Unterschied in den relativen Dimensionen des aufgeblasenen Vorderabschnittes und des Rumpfkegels der jungen Larven hat nicht jene Bedeutung, welche ihm Fraipont zuschreiben möchte. Auch ich habe eine sehr bedeutende Anzahl von *Polygordius*-Larven zu meiner Verfügung gehabt und muss sagen, dass die Form und Größe des blasenförmigen Vordertheils der Trochophora stark variirt, sowohl in Folge individueller Entwicklung, als auch in Folge eines verschiedenen Contractionsgrades der larvalen Muskeln. Derartige, mehr oder minder zufällige Schwankungen können doch unmöglich als Artenmerkmale gelten.

Was nun die Unterschiede in der inneren Organisation anbelangt, welche Fraipont anführt, so sollen dieselben hauptsächlich in der verschiedenen Bildungsweise der Cölomhöhlen und dem verschiedenen Zeitpunkt des Auftretens der inneren Metamerie zum Ausdruck gelangen — Behauptungen, die, wie wir sahen, auf ungenaue Beobachtungen zurückzuführen sind.

Dagegen lässt sich andererseits ein positiver Befund anführen, welcher keineswegs die Ansicht Fraipont's unterstützt, nämlich die

gleichartigen Pigmentgebilde, die bei beiden Formen vorhanden sind. Hier wie dort erscheint das gleiche, gelbe Pigment in ölartigen Tröpfchen gelöst, die den Inhalt ziemlich kleiner Ectodermzellen bilden, und die letzteren sind gewöhnlich in kleine, rosettenförmige Gruppen angeordnet. Solche zusammengesetzten, gelben Flecke begleiten in großer Anzahl den oberen Prototrochrand, wo sie auch HATSCHEK bei seiner Larve beschrieben hat, sowie den analen Wimperkranz und sind außerdem noch, wenngleich in geringerer Menge, über den ganzen Rumpfabschnitt zerstreut. Hier treten diese Gebilde in streng metamerer Anordnung auf, wie das auch aus den Abbildungen FRAIPONT's auf Taf. 11 zu ersehen ist.

Es scheint mir somit absolut kein Grund zur Annahme vorhanden zu sein, dass die Neapler Larven und diejenigen, welche HATSCHEK in Triest untersuchte, zwei verschiedenen Arten der Gattung *Polygordius* angehören sollten.

Die Mesodermgebilde der Larve von *Lopadorhynchus* und ihre Beziehungen zu den Anlagen der Sinnesorgane und des Nervensystems.

Die schönen Untersuchungen KLEINENBERG's (1886) über »Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*« haben uns mit einer Menge neuer, ganz unerwarteter Thatsachen bekannt gemacht. Besonders sind es seine Beobachtungen über die Entwicklung der mesodermalen Bildungen, welche allem bisher Bekannten so sehr widersprechen, dass ihnen von verschiedenen Seiten mit starkem Misstrauen begegnet wurde. Schon aus diesem Grunde erschien eine erneuerte Untersuchung desselben Objects im höchsten Grade wünschenswerth.

Bekanntlich hatte KLEINENBERG in Bezug auf das Mesoderm eine ganz besondere Ansicht, indem er dasselbe gar nicht als selbständiges Keimblatt anerkannte. Diese Ansicht, das Resultat einer Reihe origineller und außerordentlich sinnreicher, theoretischer Betrachtungen, deren Ausgangspunkt augenscheinlich die bekannte Neuromuskeltheorie KLEINENBERG's bildete, fand nun nicht wenige thatsächliche Stützpunkte in der Entwicklungsgeschichte von *Lopadorhynchus* und einiger anderen Anneliden, die von genanntem Forscher untersucht wurden. Andererseits muss jedoch zugegeben werden, dass eben dieser besondere theoretische Standpunkt KLEINENBERG zu einer eigenartigen Auffassung gewisser Thatsachen geführt

hat, die ohne jeglichen Zwang eine ganz andere, den allgemein verbreiteten Anschauungen über das Mesoderm der Ringelwürmer viel näher kommende Deutung zulassen.

Nach den Auseinandersetzungen Kleinenberg's sollen alle mesodermalen Elemente der Larve von *Lapodorhynchus* die ursprüngliche Bedeutung von Muskelzellen haben, die in Gemeinschaft mit nervösen Elementen direct vom Ectoderm, in sog. Neuromuskelanlagen, ihren Ursprung nehmen. Solche Anlagen befänden sich nur im Bereich der unteren Hemisphäre der Larve, während in der oberen Halbkugel derselben, der sog. Umbrella, ausschließlich Sinnes- und Nervenapparate zur Ausbildung gelangen, aber keine einzige Muskelzelle gebildet werden soll.

Die durchaus vergänglichen, primären Larvenmuskeln und die secundäre, definitive Muskulatur des Annelids, welche die ersteren vollständig substituirt, sollen dabei aus ganz verschiedenen, von einander unabhängigen Anlagen entstehen.

Nach der Darstellung Kleinenberg's bilden sich alle larvalen Muskeln durch directe Auswanderung von Ectodermzellen im Bereich von zwei Paar Bildungsherden, die auf beiden Seiten des Larvenkörpers am unteren Prototrochrande gelegen sind. Von hier aus begeben sich dann die primären Myoblasten zu ihrem Bestimmungsorte hin, indem sie sich sowohl im Rumpfabschnitt, als auch im Kopftheil der Trochophora ausbreiten. Von den erwähnten Anlagen soll das mittlere, mehr ventral gelegene Paar früher erscheinen, eine stärkere Ausbildung erlangen und sich auch längere Zeit in thätigem Zustande erhalten, wobei hier im Achsentheile Muskelzellen, rings herum aber nervöse Elemente in ansehnlicher Menge producirt werden sollen. Die letzteren treten dann einerseits mit dem Ringnerven des präoralen Wimperkranzes, andererseits mit den absteigenden Schlundringconnectiven in Verbindung. Somit wären diese zwei mittleren Bildungsherde wirkliche Neuromuskelanlagen. Das andere, seitliche Anlagenpaar erreiche keinen so vollkommenen Entwicklungsgrad, da in demselben gar keine Nervenzellen auftreten und auch nur ziemlich wenig Muskelzellen entstehen sollen.

Zu den primären, auf verschiedenen Entwicklungsstadien erscheinenden Muskeln der Larve rechnete Kleinenberg vor Allem den Ringmuskel des Prototrochs; er soll aus wenigen (3—5) langen Fasern bestehen, denen seitlich der Plasmarest mit dem Zellkern aufsitzt. Der Ursprung seiner Elemente blieb unaufgeklärt.

In der oberen Hemisphäre beschrieb Kleinenberg einen

medianen, ventralen Längsmuskel, der, in einiger Entfernung vom oberen Pol der Larve beginnend, sich mit seinem anderen Ende an der oberen Stomodäumwand inserirt. Dazu kommen etwas später noch ein Paar ventraler und ein Paar dorsaler Längsmuskeln, von denen das erste zu beiden Seiten des Scheitelwimperorgans, das zweite aber am aboralen Pole selbst angeheftet sind, und beide abwärts bis zum Prototroch hinabreichen.

Im Bereich der unteren Hemisphäre fand KLEINENBERG auch larvale Längsmuskeln, nämlich ein dorsales Paar, das sich vom präoralen Wimperkranze bis zum Proctodäum erstreckt, und zwei über einander gelegene, mediane Bauchmuskeln. Diese beiden unpaaren, ventralen Muskeln reichen vom hinteren Körperende bis zum Vorderrande des sog. Bauchschildes, eines besonderen ectodermalen Larvenorgans, dem KLEINENBERG die Bedeutung eines vergänglichen Stützgebildes zuschrieb. In späteren Entwicklungsstadien sollen die beiden ventralen Muskeln vom Ectoderm umwachsen werden und dadurch an den oberen unpaaren Larvenmuskel erinnern, welcher in ähnlicher Weise, wenigstens zum Theil, in die Quercommissur des sich entwickelnden Gehirns eingeschlossen wird.

Alle bisher aufgezählten Primärmuskeln sollen anfangs nur aus einer oder zwei langgestreckten, an den Enden zerfaserten Zellen bestehen, denen sich nach und nach neue Muskelelemente zur Verstärkung beigesellen.

Im oberen Körperabschnitt der Larve beschrieb KLEINENBERG ferner noch einige kleinere Muskeln, so die Retractoren der Riechgruben und kurze primäre Muskelzellen, welche zwischen dem Larvenösophagus und den benachbarten Theilen des Mitteldarmes in horizontaler Richtung ausgespannt sein sollen.

Die übrigen muskulösen Elemente der Larve, die sich noch zwischen Ecto- und Entoderm befinden, seien hauptsächlich longitudinal angeordnet, so dass sie in ihrer Gesammtheit dicht unter dem Larvenintegument eine Art von primärem Längsmuskelschlauch herstellen.

KLEINENBERG fand nun, dass sich die larvalen Muskeln nicht nur am Ectoderm, sondern auch am Entoderm anheften, richtiger an einer Schicht abgeplatteter Zellen, die das Darmepithel von außen bedeckt. Über die Entstehungsweise dieser primären Peritonealmembran, als was er sie auffasste, konnte KLEINENBERG nicht ins Klare kommen.

Wie gesagt, hielt KLEINENBERG alle primären Muskeln für durchaus provisorische, vergängliche Gebilde, die bei der Metamorphose zu Grunde gehen sollen. »In den Annelidenkörper gehen,« so meinte er, »wenn überhaupt, nur sehr geringe Überreste der Larvenmuskulatur über, während alles Übrige von den Erzeugnissen des inneren Blattes der Bauchplatten verdrängt wird.«

In diesen Bauchplatten erblickte KLEINENBERG nun auch ein Paar rein ectodermaler Neuromuskelanlagen, aus denen auf dem Wege allmählicher Differenzirungen und verschiedener Umwandlungen nicht nur das Bauchmark und sämmtliche parapodialen Bildungen des Rumpfes, sondern auch alle Theile der definitiven Muskulatur und das secundäre Peritoneum des Darmes, mit einem Worte, der größte Theil aller äußeren und inneren Annelidenorgane hervorgehen sollten.

Bei der jüngsten Larve, welche KLEINENBERG untersucht hat, stellen die Bauchplatten ein Paar auf der Unterseite der unteren Hemisphäre befindliche Ectodermverdickungen vor, die anfangs in ziemlich bedeutendem Abstande von einander und von der Stelle auftreten, wo nachher die Afteröffnung zum Durchbruch gelangt. Sich allmählich in longitudinaler Richtung ausdehnend, sollen sich die Bauchplatten der Länge nach in zwei, hinten in einander übergehende Schichten spalten, von denen KLEINENBERG die äußere Schicht als Neuralplatte, die innere als Muskelplatte bezeichnet hat. Die ungespaltenen Hinterenden der Bauchplatten, von wo aus den Neural- und Muskelplatten fortwährend neuentstehende Elemente hinzugefügt werden, behalten ihre ursprüngliche Lage im Ectoderm der Larve bei. Ähnliche Verhältnisse hatte KLEINENBERG auch im normal auswachsenden Schwanzende von *Lopadorhynchus* beobachtet.

Die beiden Bauchplatten trennt anfangs das zwischen ihnen gelegene Bauchschild; später aber, wenn sie in die Breite wachsen, rücken sie einander näher. Im vorderen Theile soll dieser Vorgang zunächst nur in der Tiefe, nach innen vom Bauchschild stattfinden; mehr nach hinten dagegen, wo das letztere nicht hinreicht, geht der angedeutete Process auch an der Oberfläche vor sich, obschon auch hier zwischen den Bauchplatten ein schmaler, aus zwei Längsreihen von Zellen gebildeter Integumentstreif als neurale Wimperrinne übrig bleibt.

Weiter theilt uns KLEINENBERG mit, dass die Bauchplatten ihrer ganzen Länge nach sowohl in ihrer äußeren, als inneren Schicht auf einmal metamerisirt werden sollen, so dass eine verhältnismäßig

große Anzahl von Segmenten (10—12) zu gleicher Zeit erscheinen. Dennoch bemerke man aber in den vordersten Metameren ein etwas schnelleres Entwicklungstempo, was in gewissem Maße an die successive Segmentbildung bei anderen Anneliden erinnert.

Die Segmentirung der Bauchplatten, die in der inneren Schicht eine vollständige sei, soll in der Außenschicht nur deren seitliche Theile betreffen, aus denen sich die Borstendrüsen, die ventralen und dorsalen Parapodialcirren und die Fußstummeln mit den Parapodialganglien entwickeln. Dagegen sollen die medianen Theile der Neuralplatten, welche das Bauchmark liefern, zunächst noch die Gestalt zweier continuirlicher Längsstreifen beibehalten. Das geringelte Aussehen, d. h. die äußere Segmentirung des Rumpfes, entstehe erst viel später, zu einer Zeit, wenn dieser Körperabschnitt sich in die Länge zu strecken und eine wurmförmige Gestalt anzunehmen beginnt.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Rumpfmetameren in den Bauchplatten sollen sich nach Kleinenberg die Muskelplatten endgültig von den Neuralplatten trennen, wobei sich deren hintere Enden, die jedoch immer noch im Ectoderm stecken bleiben, in Folge je eines sich zwischen dieselben eindrängenden, schmalen Streifens indifferenter Ectodermzellen von einander entfernen. Von nun an bilden die Muskel- und Neuralplatten keine einheitlichen Anlagen mehr.

Die Metamerisation der Bauchplatten erklärte Kleinenberg in folgender Weise. »In hinter einander gelegenen senkrechten Ebenen lockert sich das Gefüge der dicht gedrängten Gewebe sowohl der Muskel- als der Neuralplatten und damit sind eben die Grenzen der Segmente hergestellt.« Durch diesen Vorgang soll ein jedes Körpersegment ein Paar gesonderter Muskelsegmente erhalten, in welche von außen her die kolbenförmigen Anlagen der Borstensäcke hineinwachsen, bis sie dieselben durchbohren.

Aus den medianen und lateralen Theilen der Muskelsegmente gehen nachher die ventralen und dorsalen Längsmuskelbänder des Annelids hervor, während die vor und hinter den Borstendrüsen gelegenen Zellen die von der Bauchkette zu den Parapodien hinziehenden Quermuskeln liefern, und die übrigen Chätopodmuskeln sich aus den den Borstensäcken unmittelbar anliegenden Elementen bilden sollen. Außerdem begebe sich eine Anzahl von Zellen der Muskelplatten an die Haut, um hier der schwach entwickelten Ringmuskelschicht, von der auch die dorsalen, transversalen Parapodial-

muskeln herstammen, den Ursprung zu geben, und endlich sollen noch vereinzelte Zellen in die Fußhöcker eindringen, in deren Hohlraum sich aus ihnen die kleineren, zum Theil verzweigten Parapodienmuskeln bilden. KLEINENBERG erwähnt ferner radiär angeordnete Muskelbündel, die, wie ihm schien, segmentweise zwischen dem Darm und der Haut ausgespannt seien. Auch die definitive Muskulatur des Schlundes und des ganzen Kopflappens stammt seiner Ansicht nach von den Muskelplatten ab, indem sie sich von den vorderen Enden der neuralen und hämalen Längsmuskelbänder des Rumpfes abgliedere.

KLEINENBERG behauptet, dass in den Muskelsegmenten bei *Lopadorhynchus* keine so regelmäßige Delamination stattfinde, wie sie gewöhnlich in den Mesodermsomiten anderer Annelidenlarven beschrieben werde. Hier »lösen sich nicht zusammenhängende Schichten, sondern bloß einzelne Zellen oder kleine Gruppen ab«, um den definitiven Peritonealüberzug des Darmes herzustellen, welcher das vorher vorhandene primäre Peritoneum desselben substituire. Dabei beständen »eine Zeit lang zwei genetisch verschiedene Peritonealblätter« auf der Darmoberfläche. Außerdem sollen die Muskelplatten »noch häutige Hüllen anderer Organe, das Neurilemm etc.« liefern, und alle »diese Gewebe zeigen, anfangs wenigstens, hier und da eine schwache Contractilität — um so mehr Grund«, wie KLEINENBERG meinte, »dieselben als umgewandelte Muskelzellen aufzufassen«. Auf diese Beobachtungen hinweisend erklärt er dann, dass bei *Lopadorhynchus* von einem Gegensatze zwischen primärer und secundärer Leibeshöhle nicht die Rede sein könne.

Nach der Angabe KLEINENBERG's besitzt *Lopadorhynchus* keine Blutgefäße, die Segmentalorgane aber konnten nicht entdeckt werden.

Was nun die Geschlechtsdrüsen anbelangt, so sollen sich dieselben ganz unabhängig von den Muskelplatten, d. i. also von den Mesodermstreifen, unmittelbar aus dem Ectoderm entwickeln. Etwas seitwärts und nach hinten von den Parapodialganglien beobachtete KLEINENBERG eine kleine Ectodermverdickung, in welcher etwas später ein unansehnliches Invaginationslumen erscheine. Gegen das Ende der Metamorphose mache sich in diesen überhaupt erst sehr spät auftretenden, nachher durchaus soliden Anlagen ein sehr reger Proliferationsprocess bemerkbar, so dass dieselben schon bald zu ziemlich bedeutender Größe anwachsen und dann frei in die Leibeshöhle hineinragen. Von den auf diese Weise entstandenen Drüsen

sondern sich dann Zellen ab, deren Umwandlung in Eier resp. Spermatozoen KLEINENBERG direct verfolgt hat.

Als ich die von KLEINENBERG angewandte Fixirungsmethode der Larven (Pikrinschwefelsäure mit Zusatz von 2% Kochsalz und einigen Tropfen Kreosot) nachprobirte, kam ich sehr bald zur Überzeugung, dass das von ihm empfohlene Reagens, im gegebenen Falle wenigstens, durchaus nicht jene Vorzüge besitzt, welche demselben von seinem Erfinder zugeschrieben wurden. Einer der empfindlichsten Übelstände bei Anwendung des Pikrinschwefelsäuregemisches besteht meinen Beobachtungen nach darin, dass in den jungen Geweben der Annelidenlarven die Elemente derartig mit einander verkittet werden, dass die Zellgrenzen zum größten Theil ganz und gar verschwinden. Ein Blick auf die von KLEINENBERG gegebenen Schnittbilder genügt zur Bestätigung meiner Behauptung. Allerdings hat KLEINENBERG diesen Nachtheil seiner Conservirungsmethode dadurch auszugleichen gesucht, dass er die verschiedenen Larvengewebe an Macerationspräparaten untersuchte. Doch kann die letztere Untersuchungsmethode, welche uns die Gestalt der isolirten Gewebselemente gewiss in sehr anschaulicher Weise vor Augen führt, jedenfalls niemals gute Schnittpräparate ersetzen, wo zugleich mit der Form auch die gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen Elemente deutlich zu Tage treten. In Folge einer solchen unzulänglichen Vorbehandlung des Objects sind KLEINENBERG, wie wir sehen werden, manche nicht unwichtigen Einzelheiten entgangen, deren Kenntnis wahrscheinlich nicht ohne Einfluss auf seine Schlussfolgerung geblieben wären. Wenn es ihm aber dennoch gelang, eine derartige Fülle von originellen und sehr werthvollen Thatsachen zu ermitteln, so liegt die Ursache einerseits darin, dass sich alle Gewebselemente der *Lopadorhynchus*-Larve durch ganz außergewöhnliche Größe vor denen der meisten übrigen Annelidenlarven auszeichnen, andererseits aber, und zwar nicht in geringerem Maße, in einer unbedingt hervorragenden Beobachtungsgabe des Autors selbst.

Nachdem ich alle möglichen Conservirungsflüssigkeiten versucht hatte, erwies sich ein Gemisch von concentrirter Sublimatlösung (3 Theile) und Eisessig (1 Theil), wie es mir von meinem Freunde M. v. DAVIDOFF empfohlen wurde, für meine Zwecke am geeignetsten. In dieser Flüssigkeit ließ ich die Larven 5 bis 10 Minuten, worauf sie auf kurze Zeit nach einander in Alcohol von 30, 50 und 70% gebracht wurden. Zur gründlicheren

Entfernung des Sublimats blieben sie darauf etwa zwei Tage lang in marsalafarbigem Jodalcohol von 70% und wurden dann zur Aufbewahrung in Alcohol von 90% übertragen.

Die auf diese Weise behandelten Larven nicht nur von *Lopadorhynchus*, sondern auch von verschiedenen anderen Anneliden lieferten mir ganz vorzügliche Präparate. Bei angemessener Färbung treten hier alle Elemente sowohl an den ganzen Objecten, als auch besonders auf Schnitten mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit hervor. Außerdem hat die beschriebene Conservirungsmethode noch den nicht geringen Vorzug, dass sich die Objecte in 90-grädigem Alcohol jahrelang aufbewahren lassen, ohne ihre Tinctionsfähigkeit auch nur im mindesten einzubüßen.

Hier muss ich nun hinzufügen, dass die so allgemein beliebte Färbung mit Boraxcarmin, welche ja auch bei Totopräparaten von Larven sehr gute Resultate giebt, für die histogenetische Untersuchung der Sinnes-, Nerven- und Muskelelemente keineswegs ausreichend ist, da dieses Tinctionsmittel eben fast ausschließlich die Kerne färbt. Es musste somit noch eine Nachfärbung für das Zellplasma und seine Derivate ermittelt werden. Eine solche fand sich denn auch in dem von P. Mayer vorgeschlagenen Carmalaun, dessen Anwendung eine schöne Differentialfärbung der verschiedenen Plasmaproducte ermöglichte. Bei dieser Doppelfärbung werden unter Anderem selbst die feinsten Nerven und Muskelfibrillen deutlich erkennbar, indem die ersteren einen äußerst zarten Farbenton annehmen, der stets bedeutend heller ist, als in den Elementen der Umgebung, die Muskelfasern aber sich durch eine bräunliche Nuance, durch sehr scharfe Umrisse und durch einen besonderen Glanz unterscheiden.

Bei der combinirten Färbung mit Boraxcarmin und Carmalaun verfuhr ich in folgender Weise. Zuerst färbte ich die Larven mit Boraxcarmin im Verlauf von 3—5 Stunden, worauf sie über Nacht in Alcohol von 70% mit Salzsäure (1000 : 1) gelassen und nachher zur Entfernung der Säure in Alcohol 90% gründlich ausgewaschen wurden. Dann kamen die Objecte nach kurzer Durchtränkung mit destillirtem Wasser für 24 Stunden in eine schwache Carmalaunlösung, welche nach der zweiten Formel von P. Mayer hergestellt war[1]. Die ganze Färbungsprocedur schließt

[1] Auf 100 ccm destillirten Wassers nahm ich 0,1 g Carminsäure, 3 g Alaun und 0,5 g salicylsauren Natrons.

mit einer sorgfältigen, mehrstündigen Auswaschung der Larven in Aqua dest. ab.

In Neapel hatte ich nun eine große Anzahl von Präparaten gemacht, welche nur mit Boraxcarmin gefärbt waren. Dank dem Umstande, dass die Schnitte mit Eiweiß aufgeklebt waren, erwies sich, trotz ihres jahrelangen Verweilens in Canadabalsam, eine Nachfärbung derselben mit Carmalaun dennoch als möglich. Zu diesem Zwecke wurden die Präparate in Chloroform gestellt, wo die Deckgläschen allmählich abfielen, und der Balsam sich auflöste; dann kamen sie successive in Alcohol absolutus und Wasser und wurden schließlich über Nacht mit Carmalaun behandelt, wozu ich jedoch obige schwache Lösung noch mit drei Volumtheilen Wasser verdünnte.

Zur Herstellung von Schnitten habe ich anfangs die gewöhnliche Paraffineinbettung angewandt, später aber mich ausschließlich der doppelten Einbettung in Photoxylin und Paraffin bedient, bei welcher alle histologischen Details sehr viel schärfer hervortreten. Diese Voreinbettung in Photoxylin hat einerseits den großen Vorzug, dass das Photoxylin, indem es alle Gewebselemente durchdringt und alle Hohlräume ausfüllt, nach seinem Erstarren mit dem Object eine fast homogene Masse bildet, in welcher sämmtliche Theile mit einander fest zusammenhängen. Daher wird beim Schneiden eine Verschiebung selbst der kleinsten Körnchen ganz unmöglich. Andererseits glaube ich aber, dass die größere Klarheit des histologischen Bildes noch dadurch bedingt wird, dass das Paraffin, welches in das mit Photoxylin durchtränkte Object eindringt, hier beim Erkalten absolut keine Krystalle bilden, sondern nur in amorpher Form hart werden kann.

Die bereits früher von mir vorgeschlagene, doppelte Einbettung in Photoxylin und Paraffin habe ich nachträglich etwas vereinfacht. Nach successiver Durchtränkung des Objectes mit ½, 2 und 5%igen Photoxylinlösungen (in Alcohol absolutus und Äther 1 : 1), worin dieselben ca. 6, 12 und 24 Stunden verweilten, wird es auf eine reine Glasplatte mit einigem Überschuss von 5% Photoxylin gebracht, so dass das letztere einen hochgewölbten Tropfen bildet. Wenn nun im Verlauf von einigen Minuten auf der Oberfläche ein dünnes Häutchen erscheint, so überträgt man das Ganze in Chloroform, in welchem das Photoxylin gewöhnlich schon über Nacht die Consistenz des Knorpels annimmt. Die Erstarrung ist als beendet zu betrachten, sobald die anfangs im Chloroform auftretende

Trübung des Photoxylins vollständig wieder verschwunden ist. Sollte jedoch nach Verlauf von 24 Stunden das Photoxylin noch nicht glashell geworden sein, was ab und zu, besonders bei größeren Objecten, vorkommen kann, so muss man das Chloroform erneuern.

Das auf diese Weise gehärtete Photoxylinstückchen, von dem man den Überschuss mit einem scharfen Messer entfernt, lässt sich leicht von der Glasplatte herabschieben und wird dann nach einander in Chloroform mit Paraffin und in reines, geschmolzenes Paraffin übertragen. In letzterem muss es eine bis zwei Stunden behufs vollkommener Durchtränkung bleiben, bevor die endgültige Paraffineinbettung bewerkstelligt wird.

Beim Schneiden kommt nun viel auf die Form des Messers an, dessen Klinge auf beiden Seiten durchaus plan geschliffen sein muss. Die Schnitte klebe ich in der üblichen Weise mit Albumin auf die Objectträger auf. Hier möchte ich nochmals daran erinnern, dass bei der ganzen Weiterbehandlung absoluter Alcohol und Nelkenöl zu vermeiden sind, die das Photoxylin zum Quellen bringen und nachher lösen. Am besten ist es, nach Entfernung des Paraffins durch Chloroform die Objectträger mit den Schnitten auf kurze Zeit in Alcohol 90% zu bringen und darauf die letzteren nach einander mit Alcohol 95% + Origanumöl (1 : 1), mit reinem Origanumöl, dann mit Origanumöl + Toluol (1 : 1, diese Mischung muss filtrirt werden, um die anfangs entstehende Trübung zu entfernen) und endlich mit reinem Toluol zu behandeln, wonach sie zum Einschluss in Toluol-Canadabalsam bereit sind. Während dieses ganzen Verfahrens, das nur sehr kurze Zeit in Anspruch nimmt, halte ich die Schnitte mit feinem Seidenpapier bedeckt, durch welches hindurch die aufgezählten Übergangsreagentien vermittels Streifen von Fließpapier abgesaugt und durch Übergießen mit dem folgenden ersetzt werden; dabei kann man das Fließpapier ruhig mit dem Finger fest auf die Schnitte andrücken, ohne dieselben zu verletzen.

Ich habe mich bei der Beschreibung meiner Untersuchungsmethoden, welche nun bereits seit mehreren Jahren in unserem Laboratorium zur Anwendung kommen, etwas länger aufgehalten, da sie bei den verschiedensten Objecten ganz vorzügliche Resultate geliefert haben; ich that dieses in der Hoffnung, dass dieselben auch anderen Forschern gelegentlich gute Dienste leisten könnten.

Die hier vorgeschlagenen Methoden haben es mir ermöglicht, nicht nur die meisten Angaben meines Vorgängers über die Ent-

wicklung von *Lopadorhynchus* auf Grund eigener Beobachtung zu bestätigen, sondern dieselben auch vielfach zu ergänzen und in manchen Fällen zu berichtigen.

So fand ich zum Beispiel das larvale Nervensystem bei *Lopadorhynchus* sehr viel complicirter und die ectodermalen Bildungsherde der primären Muskeln in bedeutend größerer Anzahl, als dieses Kleinenberg beschrieben hat. Dabei erwies sich, dass die letzteren Gebilde nicht bloß in der unteren, sondern auch in der oberen Hemisphäre der Trochophora, und zwar gewöhnlich in deutlichem Zusammenhange mit nervösen und sensoriellen Elementen auftreten. In den meisten Fällen sind das wirkliche »Neuromuskelanlagen«, woher die Beschreibung derselben nothwendiger Weise mit einer wenn auch nur cursorischen Darstellung der Anordnung und des Baues der Nerven- und Sinnesapparate der Larve Hand in Hand gehen muss.

Meine Untersuchungen habe ich hauptsächlich an den Larven von *L. krohnii* Clap. ausgeführt, welche in Neapel weit zahlreicher sind und sich, nach der Bestimmung von Kleinenberg, durch ein rothes Darmpigment auszeichnen, während bei *L. brevis* Gr. das Entoderm dunkelbraun gefärbt ist.

Es liegt nicht in meiner Absicht, hier eine vollständige Schilderung der ganzen Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane zu geben, da eine solche bereits von Kleinenberg in ziemlich ausführlicher Weise geliefert ist. Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich daher diese Organe von einem Larvenstadium beschreiben, in welchem schon alle hierher gehörigen, provisorischen Gebilde zu völliger Ausbildung gelangt, und wo zu gleicher Zeit die hauptsächlichsten Theile des definitiven Nervensystems als deutliche Anlagen vorhanden sind. Es wäre das ein etwas jüngeres Stadium als die von Kleinenberg in Fig. 5 abgebildete Larve.

Da die gemeinsame Bildung der sensoriellen und nervösen Elemente und der primären Muskelzellen an sehr verschiedenen Stellen des Larvenkörpers vor sich geht, so kann man sich zur genauen Feststellung der Lage dieser Anlagen im Bereiche der oberen oder unteren Hemisphäre ihrer Beziehungen zu gewissen larvalen Nerven oder gewissen Theilen des definitiven Nervensystems bedienen. Unter den ersteren erscheinen für diesen Zweck die Ringnerven besonders gut geeignet, nach welchen sämmtliche Neuromuskelanlagen topographisch in bestimmte Ringsysteme untergebracht werden können. Um nun weiter ihre Lage an gewissen Punkten

dieser Kreise präcisiren zu können, bedarf es noch bestimmter Meridiane; als solche können die Hirnconnective, die Anlagen der Bauchmarkshälften und die larvalen Längsmuskeln dienen. Mit der Beschreibung der letzteren will ich die Darstellung meiner eigenen Beobachtungen beginnen.

Die primären Längsmuskeln der Larve.

In dem bezeichneten Stadium der Entwicklung besitzt die Larve von *Lopadorhynchus* eine weit größere Anzahl primärer Längsmuskeln, als KLEINENBERG beschrieben hat. Eigentlich kann hier von einem Längsmuskelschlauche, wie er das meinte, nicht recht die Rede sein, da alle longitudinalen Muskelfasern in ganz bestimmte, scharf umschriebene Bündel gruppirt sind. Alle inseriren sich dabei ausschließlich am Ectoderm und zwar an verschiedenen Punkten ihrer Ausdehnung, nämlich dort, wo, wie wir sehen werden, die Bildung der sie zusammensetzenden Elemente vom Ectoderm her vor sich gegangen sein muss.

An beiden Enden dieser Längsmuskeln, die fast ihrer ganzen Länge nach compacte Stränge vorstellen, treten deren einzelne Fasern fächerförmig aus einander und lösen sich ihrerseits in noch feinere Endverzweigungen auf. Besonders deutlich ist das am oberen Larvenpol zu erkennen, wo sich die Endzweige der einzelnen Muskeln kreuzen und so ein dichtes Gewirr feinster Muskelfibrillen herstellen (Taf. 13 Fig. 32). Die Muskelfasern, richtiger Muskelzellen, aus denen die Stränge bestehen, sind meist sehr lang, und in der Mitte sitzt ihnen seitlich der kernführende Plasmarest auf. Je nach der Ausbildung der Muskelzelle haben die Kerne ein verschiedenes Aussehen. Ist der fibrilläre Theil stark entwickelt, so hat der Myoblastkern eine ovale, blasige Form und erscheint daher heller; bei dünnen Fasertheilen dagegen ist auch der Kern bedeutend kleiner, mehr in die Länge gezogen und färbt sich ganz dunkel.

Auf der Bauchseite sind die Muskelstränge am stärksten und werden gegen den Rücken der Larve zu immer dünner. Eine Ausnahme hiervon bildet nur das median-dorsale Längsmuskelpaar der unteren Hemisphäre, welches zu sehr kräftiger Ausbildung gelangt.

Auf einem Querschnitte, der dicht über dem Prototroch geführt ist, finden wir 11 querdurchschnittene, larvale Längsmuskeln (Taf. 13

Fig. 36). Davon sind 10 Muskelstränge paar und symmetrisch, in annähernd gleichen Abständen von einander, rechts und links von einem unpaaren Bauchmuskel angeordnet (1—6). Nur im dorsalen Abschnitt des Kreises bleibt eine etwas größere Strecke übrig, wo zwischen dem Ecto- und Entoderm einzeln zerstreute Faserquerschnitte zu sehen sind; das sind die oberen Endverzweigungen des eben erwähnten dorsalen Längsmuskelpaares der unteren Trochophorahälfte (7).

Der unpaare Bauchmuskel der oberen Hemisphäre (1) beginnt oben mit drei in der Medianebene hinter einander gelegenen Wurzeln. Von diesen liegt der innerste Faserstrang der Hinterseite des Gehirns an; das mittlere Bündel ist in die Masse der Hirncommissur eingeschlossen, und der äußerste, dicht unter dem Integument verlaufende Wurzelstrang inserirt sich am Scheitelwimperorgan (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 15 Fig. 75). Da dieser Sinnesapparat keine genau mediane Lage einnimmt, sondern nach rechts verschoben ist, so weicht auch der ganze Muskel in seinem oberen Theile in entsprechender Weise von der Mittellinie ab. Etwas weiter abwärts vereinigen sich alle drei Wurzelbündel zu einem einheitlichen Strange, der bis zur oberen Decke des Larvenösophagus herabläuft. Hier theilt sich der Bauchmuskel in zwei symmetrische Gabeläste, welche den Mund umringen und unterhalb desselben sich wieder vereinigen, um sich gleich darauf in ihre Endverzweigungen zu zerfasern (Taf. 13 Fig. 38, Fig. 40). Diese unteren Muskelenden breiten sich theils an der unteren Mundhöhlenwand aus, theils inseriren sie sich an der Larvenhaut im Bereiche des vorderen Bauchschildrandes.

Ungefähr an derselben Stelle, wo der obere, mediane Muskel endet, beginnt der unpaare Bauchmuskel der unteren Hemisphäre, der somit in gewissem Sinne eine Fortsetzung des ersteren bildet (Taf. 14 Fig. 39). Auch dieser Längsmuskel, welcher im Bereiche der unteren Polfläche der Trochophora in horizontaler Richtung nach hinten ablenkt, setzt sich in seinem vorderen Theile aus mehreren Wurzelsträngen zusammen. Von diesen ist es der innerste Strang (*1i*), von dessen Anheftung am Stomodäum und am Vorderrande des Bauchschildes oben die Rede war. Von hier aus geht die nach innen von den Bauchmarkscommissuren gelegene Innenwurzel längs der ventralen Medianlinie abwärts (Taf. 14 Fig. 41 bis 43; Taf. 16 Fig. 97, 98; Taf. 17 Fig. 115, 116). Die äußere Wurzel (*1a*) beginnt eine kleine Strecke hinter dem Anfangstheil der Innenwurzel, in der Gegend der ersten Quercommissur des

Bauchmarks, etwa in der Mitte des Bauchschildes und gleich unterhalb der Ausmündungsstelle der Bauchdrüse (Taf. 16 Fig. 99). Dazu kommen dann noch einige kleinere Wurzelbündel, die sich im Bereiche der nächstfolgenden Commissuren am Ectoderm inseriren. Im Allgemeinen verläuft der äußere Wurzelstrang ganz oberflächlich, d. h. nach außen von den Bauchmarkscommissuren und gleich innerhalb der Elemente des Bauchwimperstreifens (Taf. 14 Fig. 43; Taf. 17 Fig. 116); weiter nach unten aber begiebt er sich mehr in die Tiefe, um dann mit dem Innenstrang zusammenzutreten, worauf beide, zu einem Muskel vereinigt, sich bis zur Aftergegend fortsetzen. Hier gabelt sich der untere Bauchmuskel, und seine Endzweige vertheilen sich zu beiden Seiten des Proctodäums (Taf. 14 Fig. 39).

Die folgenden fünf Paar Längsmuskeln erstrecken sich durch beide Hemisphären (2—6). Sie beginnen in verschiedenen Abständen vom oberen Larvenpol, passiren die Ebene des Prototrochs und enden unten an den Rändern der Bauchplatten (Taf. 13 bis 14 Fig. 33—39). Unterwegs nehmen diese Muskeln noch eine Reihe kleinerer Wurzelbündel auf, vermittels deren sie im Bereiche der verschiedenen Ringsysteme am Ectoderm befestigt sind (Taf. 14 Fig. 41—44).

Außerdem giebt es noch, wie schon erwähnt, ein besonderes Paar dorsaler Längsmuskeln der unteren Hemisphäre (7), die nur mit ihren oberen Endzweigen aufwärts über den präoralen Wimperkranz hinaufreichen. Nach unten erstrecken sich diese beiden Stränge bis zum After, den sie mit ihren Fasern von hinten her umgreifen (Taf. 13—14 Fig. 34—39, 44).

Auf diese Weise entsteht aus den verflochtenen unteren Faserenden des unpaaren Bauchmuskels und des median-dorsalen Längsmuskelpaares der unteren Halbkugel ein muskulöser Apparat, dem allen Anscheine nach die Bedeutung eines Schließmuskels der Analöffnung zukommt.

Der äquatoriale Gürtel der Trochophora.

Als centralen Nervenapparat der Larve betrachtete Kleinenberg den Ringnerven des Prototrochs mit seinen gangliösen Elementen.

Dieser äquatoriale Nervenring entwickelt sich schon sehr früh bei der jungen Larve, um das hier zunächst ausschließlich vorhandene Locomotionsorgan, nämlich den präoralen Wimperkranz, zu

beherrschen. Zu topographischen Zwecken lässt er sich Dank seiner Lage sehr gut als Ausgangspunkt der Darstellung verwerthen.

Der Äquatorialnerv (*Ru*) bildet einen scharf contourirten, vollkommen geschlossenen Ring, der aus dicht zusammengefügten, feinen und äußerst zarten Nervenfasern besteht. Ganz im Ectoderm gelegen, verläuft dieser Ringnerv in einer Rinne zwischen den Basaltheilen der mittleren und unteren Zellreihe des Wimperkranzes (Taf. 13 Fig. 36, 37; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 15 Fig. 45—53; Taf. 16 Fig. 76, 77; Taf. 17 Fig. 118).

Die Wimperzellen des Prototrochs, der bei der Larve von *Lopadorhynchus* außerordentlich stark entwickelt ist, sind in drei über einander gelegene Reihen angeordnet, wie das auch KLEINENBERG beschrieben hat.

Am wirksamsten ist bei der Locomotion jedenfalls die mittlere Zellreihe, welche aus großen, hohen, an ihrer Basis stark erweiterten und distal sich verjüngenden Epithelzellen besteht (*Wz*). In ihrem Plasmakörper ist eine deutliche Längsstreifung als innere Fortsetzung der sehr langen und starken Wimpercilien zu bemerken, die vermittels glänzender Fußstücke den äußeren Zellenden aufsitzen. Der riesige, runde oder nur leicht ovale Vollkern zeichnet sich durch eine starke Membran, durch einen hellen, wenig Chromatinkörnchen führenden Inhalt und durch einen, seltener zwei sehr große, dunkle Kernkörperchen aus. Er ist näher zur oberen Zellreihe gelegen, während in den unteren Theilen der Hauptzellen des Wimperkranzes der Ringnerv von unten her eingedrückt ist.

Die Zahl der Hauptzellen des Prototrochs soll nach KLEINENBERG beständig 14 betragen; meinen Beobachtungen zufolge schwankt sie jedoch unabhängig vom Alter der Larve zwischen 12 und 17. Bei einer älteren Larve, welche etwa der Fig. 11 von KLEINENBERG entsprach, fand ich nun bloß neun solcher Zellen, hier aber schon mit deutlichen Anzeichen der eintretenden Degeneration: die Kerne erschienen collabirt, und die Nucleoli in die Länge gezogen.

In der oberen (*oz*) und unteren Zellreihe (*uz*) haben die Elemente einen ganz anderen Charakter. Die Cilien, welche zwar auch mit glänzenden Fußstücken versehen sind, sind fein, sehr viel kürzer und in weit geringerer Anzahl vorhanden als in der mittleren Reihe. Die Kerne der oberen und unteren Nebenzellen des Prototrochs, wie man sie füglich nennen könnte, sind immer rund und kleiner als in den Hauptzellen, haben aber doch noch recht ansehnliche Dimensionen. Im Allgemeinen sind sie auch dunkler gefärbt

und zeigen alle Übergänge von einem körnerreichen Zustande zu einem echten, blasigen Vollkern mit nur einem Nucleolus. Die einzelnen Zellen sind von gleicher Höhe, wie die Hauptzellen, aber viel dünner, besonders in der oberen Reihe, und erweitern sich nur um den Kern, sowie am freien Ende, wo eine kleine distale Platte entsteht, auf der sich die Cilien erheben. In beiden Nebenreihen werden die inneren Zellenden ganz dünn und treten alle bis an den Ringnerven heran (Taf. 15 Fig. 47, 51; Taf. 17 Fig. 118). Bei der oberen Zellreihe kommt das nun in der Weise zu Stande, dass sich deren Elemente zum Theil zwischen die Hauptzellen drängen, woher denn auch die oberen und mittleren Zellkerne ungefähr in ein und dieselbe Querebene zu liegen kommen und hier ziemlich regelmäßig alterniren (Taf. 13 Fig. 36).

Kleinenberg behauptete, dass die oberen Nebenzellen in der nämlichen Anzahl wie die Hauptzellen vorhanden seien; dagegen habe ich bemerkt, dass in der Medianebene sowohl ventral, als dorsal gewöhnlich eine oder selbst zwei Zellen der oberen Reihen fehlen.

Die Zahl der unteren Zellen ist ungefähr halb so groß wie in den beiden eben genannten Reihen. Es müssen dieselben daher bedeutend breiter sein, um den ganzen Ring ausfüllen zu können, und zwar um so mehr, als sie nicht, wie die oberen Zellen, zwischen die Hauptzellen eingekeilt sind, sondern allein den vollen Reifen herstellen (Taf. 13 Fig. 37).

Die funktionelle Bedeutung der Nebenzellen des Prototrochs ist mir unklar geblieben. Wie Kleinenberg, so war auch ich anfangs geneigt, dieselben als sensorielle Elemente zu deuten, besonders im Hinblick auf ihre engen Beziehungen zum Ringnerven. Dem widerspricht jedoch die active Beweglichkeit ihrer Cilien, da ja die Härchen von Sinneszellen in der Regel starr zu sein pflegen.

An die Innenseite der Wimperzellen und des Ringnerven lehnt sich der Ringmuskel des Prototrochs (*Rm*) an.

Er besteht bei jüngeren Larven aus einer beschränkten Anzahl ziemlich starker, seitlich comprimirter, glänzender Muskelfasern; mit der Zeit aber wächst die Zahl derselben bis gegen 20 an.

Die an den Enden spitz auslaufenden Fasern des äquatorialen Muskels sind in einer Schicht ziemlich dicht bei einander angeordnet, so dass aus ihnen ein in sich zurückführendes Band entsteht. Die zugehörigen Muskelkörperchen, d. h. der Plasmarest mit dem Zellkerne (*Rm'*), befinden sich an der oberen oder unteren Kante des

Bandes und nur ausnahmsweise an der inneren Breitseite des letzteren. Eine solche Placirung der verschiedenen Theile der Muskelelemente hat ihren Grund augenscheinlich darin, dass das Entoderm fast durchweg dem Ectoderm dicht anliegt, so dass die primäre Leibeshöhle bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* auf einen geringen Spaltraum reducirt ist.

Zuweilen ist das Muskelkörperchen von der zugehörigen Faser ziemlich weit abgerückt und hängt mit der letzteren dann nur durch einen dünnen Plasmastrang zusammen: diese Erscheinung kann für die mittleren Fasern des Muskelbandes als Regel gelten. Am freien Theile des Plasmakörpers erscheinen die Myoblasten gewöhnlich abgerundet Taf. 15 Fig. 15, 16). Der Zellkern der ausgebildeten Muskelelemente ist von recht ansehnlicher Größe, hat eine ovalbläschenförmige Gestalt, einen recht hellen Inhalt und außer dem Nucleolus einige Chromatinkörnchen. Im Jugendzustande sind auch hier die Kerne kleiner und viel dunkler.

Das Wachsthum und die Verstärkung des Prototrochmuskels gehen durch Vergrößerung der Zahl seiner Elemente von statten, jedoch nicht in Folge einer Vermehrung der schon vorhandenen Muskelzellen durch Theilung, sondern auf dem Wege der Neubildung von Myoblasten, die an bestimmten Stellen am oberen und unteren Rande des Wimperkranzes vom Ectoderm her ihren Ursprung nehmen.

A. Die Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre.

Dicht über dem präoralen Wimperkranze befindet sich bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* eine gewisse Anzahl von Sinnes- und Nervenzellen, die entweder, in Gruppen vereinigt, besondere Sinnesorgane bilden oder einzeln an verschiedenen Stellen des Umkreises auftreten. In ihrer nächsten Nähe und allem Anscheine nach unter ihrem Einflusse entstehen hier aus dem Ectoderm primäre Muskelzellen. Alle diese Gebilde stehen in einer gewissen Abhängigkeit vom Prototrochnerven und können daher zusammen mit ähnlichen, am Unterrande des Wimperkranzes gelegenen Gebilden als zum System des Äquatorialnerven gehörig betrachtet werden.

Der obere Theil des äquatorialen Ringsystems.

Hier wird unsere Aufmerksamkeit vor Allem durch ein Paar größerer, ectodermaler Anlagen in Anspruch genommen, die sich an den Seitenflächen des Larvenkörpers befinden; es sind

die oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs.

Die oberen Abschnitte dieser Gebilde hat auch KLEINENBERG gesehen und in seiner Fig. 19*K* als kleine Kerngruppen rechts und links gleich über *go*) abgebildet, ohne ihnen jedoch eine besondere Bedeutung zuzuschreiben.

Die erwähnten Anlagen (*Onml*, Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 42) liegen seitlich im Bereich der ventralen Körperhälfte, nach außen von dem zweiten Paare der larvalen Längsmuskel 3, und stellen zwei compacte, vollkommen im Ectoderm eingebettete Zellgruppen vor (*Onml*, Taf. 15 Fig. 45—48, 58, 67). Nach unten grenzen die beiden Anlagen an die Basaltheile der oberen Prototrochzellen und stoßen vorn und oben an die Ganglienanlagen der Geruchsorgane (*ggo*) und der hinteren Antennen (*gap*) an, die übrigens schon zu dem nächstfolgenden Ringsysteme (*rno*¹ gehören. Dorsal geht an der Innenseite der in Rede stehenden Anlagen ein Paar Längsnervenstämme (*n*³) vorbei, die sich abwärts zum Äquatorialnerven begeben.

Im oben bezeichneten Larvenstadium erreichen die Elemente der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs die äußere Körperoberfläche nicht, sondern concentriren sich mehr gegen die Innenfläche des Ectoderms. Den Achsentheil einer jeden Anlage nehmen relativ kleine, dünne, gestreckte Zellen ein, die sich zum Theil in die hier entstehenden, primären Muskelelemente verwandeln und rund herum von mittelgroßen Nervenzellen umgeben sind.

Im Achsenbündel lassen sich zwei Arten von Zellen unterscheiden. Die einen (*s*, Taf. 15 Fig. 46, 47) sind etwas größer und haben einen ziemlich hellen, länglich-ovalen Zellkern mit dunklem Nucleolus und einigen Chromatinkörnern. Ihr nicht scharf contourirtes, distales Ende erscheint im Allgemeinen abgerundet, während sie nach innen in einen zarten, dünnen Fortsatz auslaufen, der schräg nach unten gegen den äquatorialen Ringnerven gerichtet ist.

Die andere Zellform (*m*, Taf. 15 Fig. 46, 47, 67) zeichnet sich durch geringere Größe aus, vor Allem aber durch einen viel dunkleren und mehr gestreckten Kern. Im letzteren lassen sich häufig die einzelnen Chromatingebilde nicht unterscheiden, indem der ganze Zellkern durchaus diffus gefärbt erscheint. Der Plasmakörper ist bei diesen Zellen sehr unansehnlich und proximal meist in einen stark glänzenden, faserförmigen Fortsatz ausgezogen, der über die innere Ectodermgrenze in den Spaltraum der primären Leibeshöhle

hineinragt. Diese Fortsätze sind nun nichts Anderes als in Bildung begriffene Muskelfasern, die Elemente selbst aber, welche mit ihrem Zellkörper ganz im Ectoderm stecken, junge Muskelzellen.

Ganz ähnliche Elemente, jedoch mit noch mehr gestrecktem Kerne, finden wir in der Nähe des in Rede stehenden Anlagenpaares zwischen dem Ecto- und Entoderm, wo sie sich dem hier vorbeiziehenden larvalen Längsmuskelpaare (3) anschmiegen (Taf. 15 Fig. 46, 47). Das sind junge Muskelzellen, die eben erst ihren Mutterboden, nämlich die ectodermalen Anlagen, verlassen haben.

Unter den Muskelzellen, welche sich gleichsam aus den Neuromuskelanlagen herausschieben, findet man einige von etwas anderem Aussehen (*Rmx*, Taf. 15 Fig. 45). Ihr Kern ist ziemlich groß, länglich-oval, recht hell und mit einem deutlichen Nucleolus und einigen Chromatinkörpern versehen. Solche Elemente haben auch mehr Protoplasma, und ihr Zellkörper ist gegen die Neuromuskelanlage hin abgerundet, nach der anderen Seite aber plötzlich zu einem starken Fortsatze zugespitzt, welcher abwärts gerichtet ist und an eine der nächstgelegenen Muskelfasern des Prototrochmuskels herantritt. Hier haben wir es mit der Bildung von Myoblasten für den äquatorialen Ringmuskel zu thun. Sehr ähnlich aussehende Zellen trifft man auch innerhalb der Neuromuskelanlage an, nur dass sie dort etwas kleiner und mit dunkleren Kernen ausgestattet sind; das wären die Übergangsstufen zwischen jenen fast ausgebildeten Elementen des Ringmuskels und den übrigen jungen Myoblasten im Achsentheile der ectodermalen Anlage.

Entwicklungsstadien primärer Muskelzellen, wie sie hier beschrieben wurden, kann man in allen Neuromuskelanlagen beobachten, die wir im Folgenden kennen lernen werden. Nur wäre dabei zu bemerken, dass die zuletzt beschriebene Form natürlich nur dort vorkommt, wo Myoblasten des Prototrochmuskels entstehen. Alle diese Übergangsstufen scheinen mir nun den ectodermalen Ursprung der larvalen Muskelelemente genügend sicher zu stellen.

Auf ein genaues Studium einer sehr großen Anzahl von Einzelfällen vgl. die verschiedenen Abbildungen auf Taf. 15—17 mich stützend, stelle ich mir den Process der Bildung von Muskelzellen aus dem Ectoderm in folgender Weise vor.

Diejenigen Elemente der Neuromuskelanlagen, welche nachher zu Muskelzellen werden, liegen anfangs ganz im Ectoderm, wie das aus der Lage ihres Kernes hervorgeht. Dabei ist der Kern zuerst relativ hell, oval und erinnert seinem Habitus nach an die übrigen

Ectodermkerne s. z. B. *mx*, Taf. 15 Fig. 49, 50). Der inneren Grenze des Ectoderms näher rückend, wird der junge Myoblastkern immer dunkler und nimmt allmählich eine längliche Form an. Zu gleicher Zeit beginnt auch das innere Ende der Zelle sich zu strecken, wächst zu einem spitzen Fortsatze aus und erhält jenen charakteristischen Glanz und bräunlich hellgrauen Farbenton. Während der Zellkörper selbst noch im Ectoderm eingebettet ist, wird der Fortsatz nach und nach länger, tritt in die primäre Leibeshöhle vor und documentirt sich deutlich als Muskelfaser. Vor dem Austreten der Myoblasten aus der ectodermalen Anlage sind ihre Kerne in der Regel stark in die Länge gezogen und ganz dunkel, so dass man in ihnen weder den Nucleolus, noch concrete Chromatinkörperchen unterscheiden kann. Solch ein Aussehen haben sie auch in jungen Muskelzellen, welche eben erst das Ectoderm verlassen haben, und verharren in diesem Zustande in den Elementen der kleineren Larvenmuskeln. In denjenigen Myoblasten aber, die nachträglich zu bedeutenderer Größe anwachsen, und deren Muskelfaser eine stärkere Ausbildung erlangt, erhalten die Kerne durch Ansammlung von Kernsaft wieder rundliche Umrisse und werden größer und heller, in Folge dessen dann auch die einzelnen Chromatintheile und der Nucleolus wieder deutlich hervortreten. Das distale Ende der primären Muskelzellen, welches sich schließlich auch zu einem fadenförmigen Fortsatze umbildet, bleibt gewöhnlich im Ectoderm stecken, wodurch die feste Insertion des Muskels am Integument im Bereiche des Entstehungsortes seiner Elemente hergestellt wird. Eine Ausnahme hiervon bilden, wie wir sahen, die Myoblasten des Prototrochmuskels, die ganz und gar aus den betreffenden Neuromuskelanlagen austreten, und bei denen das freie Ende des Muskelkörperchens sich bei Erlangung seiner endgültigen Gestalt abrundet.

Die Nervenzellen, die den Achsentheil der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs umgeben, sind hauptsächlich in den oberen, unteren und dorsalen Abschnitten der Anlagen gruppirt (*nx*, Taf. 15 Fig. 45, 47, 67). Es sind ihrer hier überhaupt nicht viele. Von den Elementen des Achsenbündels der Anlage unterscheiden sich die Nervenzellen sehr deutlich durch ein reichlicheres, sehr feinkörniges Protoplasma, ziemlich scharfe Umrisse und durch einen großen, entweder kugelrunden oder leicht eiförmigen Vollkern, in dem man stets ein dunkelgefärbtes Kernkörperchen und einige, im hellen Kernsafte klar hervortretende Chromatinkörner erkennen kann. Der annähernd birnförmige Zellkörper hat immer nur einen

einzigen Fortsatz, der schräg nach unten und innen gerichtet ist. Diese Zellfortsätze ziehen sich zu dünnen, zarten Nervenfäden aus, welche die Basaltheile der oberen und mittleren Prototrochzellen umgehen, sich dem hier vorbeiziehenden Längsnerven (n^3) anschließen und zusammen mit dessen Fasern, gelegentlich aber auch gesondert, in den Ringnerven des präoralen Wimperkranzes eintreten. Wie sich die beschriebenen Nervenfortsätze nach ihrem Eintritt in den Prototrochnerv weiter verhalten, habe ich nicht verfolgen können. Es ist wohl möglich, dass sie sich T-förmig verzweigen, und dass ihre beiden Äste dann in entgegengesetzter Richtung aus einander weichen, wie das in ähnlicher Weise für die unteren Nervenzellen des Prototrochs von KLEINENBERG an Isolationspräparaten constatirt worden ist (s. seine Fig. 59).

Mit nur einem Fortsatze versehene Nervenzellen sind bei der *Lopadorhynchus*-Larve überhaupt sehr verbreitet. KLEINENBERG nannte sie »automatische« Zellen, während er die multipolaren Elemente als »Reflexzellen« bezeichnete; jedoch bestand er nicht weiter darauf, dass die Function dieser verschiedenen Nervenzellen thatsächlich ihrer Benennung entspreche, was sich auch schwerlich irgendwie nachweisen lassen dürfte. Darum scheint es mir hier sowohl, wie in allen ähnlichen Fällen, angemessener, keine Bezeichnungen zu gebrauchen, welche die functionelle Bedeutung von Organen oder Elementen anticipiren, deren physiologische Rolle im Haushalte des Organismus vorläufig unbekannt ist. Aus diesem Grunde ziehe ich es denn auch vor, die verschiedenen Nervenzellen nach ihrem morphologischen Charakter, also je nach der Anzahl ihrer Fortsätze durch die althergebrachten Epitheta unipolar, bipolar und multipolar oder nach irgend welchen anderen, direct wahrnehmbaren Eigenschaften, wie z. B. der Form des Zellkörpers etc., zu bezeichnen.

Auf jüngeren Stadien ist der feinere Bau der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs etwas anders (*Onmd.* Taf. 15 Fig. 48). Dabei betrifft der Unterschied hauptsächlich den Achsentheil des Gebildes und hier vor Allem diejenigen Elemente, die sich nicht an der Production von primären Muskelzellen betheiligen. Bei solchen jüngeren Larven kann man sich leicht davon überzeugen, dass jene oben erwähnten Zellen (*sz*) des Achsenbündels, die sich durch einen helleren, ovalen Kern auszeichnen, außer dem beschriebenen Innenfortsatz noch einen dünnen, distalen Fortsatz besitzen, und dass sich dieser bis an die Außenfläche des Ectoderms

erstreckt. Hier enden die fest an einander gelegten, peripheren Fortsätze aller dieser Zellen in einem flachen Grübchen. Zu dieser Zeit haben also die in Rede stehenden Elemente jene gestreckte, spindelförmige Gestalt und gelangen einerseits in Berührung mit dem umgebenden Medium, während sie andererseits, wie wir sahen, einen fadenförmigen Ausläufer gegen den Prototrochnerven hin aussenden. Diese intimen Beziehungen der besagten Zellen zum Nervensystem der Larve und ihre unzweifelhafte Ähnlichkeit nicht nur mit den jungen, percipirenden Elementen der in Entwicklung begriffenen Antennen, sondern auch mit den charakteristischen Elementen verschiedener Sinnesorgane der Anneliden überhaupt führen mich zu dem Schlusse, dass wir es hier mit Sinneszellen zu thun haben, die zur Kategorie der sogenannten Neuroepithelien gehören. Und damit würde der ganzen Anlage die Bedeutung eines larvalen Sinnesorgans zukommen.

Auch hier finden wir wieder junge Myoblasten (*mx*), die sich mehr am inneren Abschnitt des Achsenbündels gruppiren und an ihren kleineren, dunkleren Kernen erkennbar sind, sowie rund herum die im Ectoderm eingebetteten Nervenzellen (*nx*). Es wären somit in den beschriebenen Gebilden, während einer bestimmten Entwicklungsperiode, in einer und derselben ectodermalen Anlage Sinnes-, Nerven- und Muskelelemente, mit einem Worte, die Hauptcomponenten eines einfachen Reflexapparates vereinigt.

Wie wir sahen, waren bei der nur wenig älteren Larve die dünnen, peripheren Enden der Sinneszellen bereits nicht mehr zu erkennen; sie werden vermuthlich in den Zellkörper eingezogen, der sich dabei distal abrundet. Was für eine Rolle diese Elemente spielen, wenn sie sich von der Körperoberfläche in die tiefere Ectodermschicht zurückgezogen haben, lässt sich kaum mit Bestimmtheit sagen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie dann provisorische Nervenelemente vorstellen, nachdem sie vorher eine Zeit lang als Sinneszellen functionirt haben.

Die oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des äquatorialen Ringsystems produciren eine ziemlich bedeutende Anzahl primärer Muskelzellen, welche vor Allem bei der Entwicklung und beim Wachsthum der benachbarten Larvenmuskeln ihre Verwendung finden, nämlich des zweiten Längsmuskelpaares (3) und des Prototrochmuskels (*Rm*). Von den übrigen hier entstehenden Myoblasten bildet ein Theil vereinzelte Ringfasern, die den oberen Rand des präoralen Wimperkranzes begleiten, während sich ein anderer Theil, wie es scheint,

an der Herstellung der Specialmuskulatur der in nächster Nähe gelegenen Riechgrübchen betheiligt.

Die oberen, pharyngealen Neuromuskelanlagen.

Der Oberrand des Prototrochs hat noch ein Paar verhältnismäßig starker Neuromuskelanlagen (*oPnm*) aufzuweisen, welche sich ebenfalls auf der Bauchseite befinden und hier in der Nähe der Medianlinie, rechts und links vom unpaaren Bauchmuskel der oberen Hemisphäre (*1*) gelegen sind (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40). Da die aus ihnen hervorgehenden Myoblasten sich zu den paaren, an der oberen Wand des Stomodäums (*VD*) hervorwachsenden, sackförmigen Anlagen des definitiven Schlundes (*P*) begeben, so seien die zu besprechenden Gebilde im Hinblick auf ihre Lage obere, pharyngeale Neuromuskelanlagen genannt.

Diese Anlagen, welche von Kleinenberg ganz übersehen worden sind, erinnern ihrer Zusammensetzung nach an die eben beschriebenen lateralen Anlagen, wie sie sich bei jüngeren Larven documentiren. Die Ähnlichkeit kommt vor Allem darin zum Ausdruck, dass ein Theil der Zellen des axialen Abschnitts (*sz*) sich mit den dünnen, peripheren Enden zu einem Bündel zusammenlegt, das in einer kleinen, grubenförmigen Einsenkung die Körperoberfläche erreicht (*oPnm*, Taf. 15 Fig. 53). Dieses Verhalten bleibt hier bedeutend länger unverändert, als im vorhergehenden Falle. Die betreffenden Sinneszellen zeigen wiederum einen etwas größeren, hellen, ovalen Kern mit deutlichen Chromatinkörnern und Nucleolus. Die Nervenfortsätze aber lassen sich nur selten deutlich wahrnehmen und dann auch nur in jüngeren Stadien, wo die Elemente in den tieferen Theilen der Anlage noch nicht so reichlich vorhanden sind, also weniger gedrängt erscheinen. Der Innentheil des Achsenbündels ist bei diesen Neuromuskelanlagen in Folge einer bedeutenden Anhäufung von Myoblasten (*mz*) stark verdickt, so dass er, die innere Grenzlinie des Ectoderms unterbrechend, sich hügelförmig in die primäre Leibeshöhle vorwölbt. Von hier aus treten die jungen Muskelzellen an die Schlundsäcke (*P*) und bilden an deren Oberfläche eine lockere Zellschicht (*Pma*), aus der sich nachher die äußeren Muskellagen des Pharynx entwickeln.

Auch Nervenzellen (*nz*) sind hier vorhanden, obschon nur in geringerer Anzahl, etwa zwei oder höchstens drei an jeder Anlage.

Es schien mir, als ständen die oberen, pharyngealen Neuromuskelanlagen zu einem Paar dünner Längsnerven (n^1) in näherer Beziehung, welche seitlich von ihnen vom Ringnerven des Prototrochs gegen das Scheitelwimperorgan hin aufsteigen (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 73). In jenen jüngeren Stadien wenigstens, wo die Elemente noch weniger zahlreich sind, erhielt ich den Eindruck, als ob die Innenfortsätze der Sinnes- und Nervenzellen sich den übrigen Fasern der bezeichneten Nervenstämmchen beigesellten (*oPnm* Taf. 15 Fig. 73).

Die kleineren Muskelanlagen des oberen Prototrochrandes.

Abgesehen von den beschriebenen zwei Paar bedeutenderen Anlagen treten noch im ganzen Umkreise am oberen Rande des präoralen Wimperkranzes an verschiedenen Stellen primäre Muskelzellen aus dem Ectoderm aus. Ihrer Anordnung nach halten sich diese kleineren, ectodermalen Muskelanlagen im Allgemeinen an die Längsmuskeln der Larve (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 43, 44). In ihnen fehlen die Sinneszellen ganz und in der Regel auch die Nervenzellen. Wie es scheint, stehen diese Anlagen in Abhängigkeit von larvalen Nervenstämmchen, die, den Längsmuskeln entsprechend, von oben herab zum äquatorialen Ringnerv hinziehen (z. B. n^1, Taf. 15 Fig. 49).

An den bezeichneten Punkten bilden sich im Ectoderm dicht über den oberen Zellen des Prototrochs je einige wenige Myoblasten, deren Differenzirung und Übergang in die primäre Leibeshöhle sich hier besonders gut beobachten lässt, und zwar eben desswegen, weil hier immer nur eine geringe Anzahl solcher Elemente beisammen liegen (*mz*, Taf. 15 Fig. 49, 50).

Diese Muskelzellen schließen sich hauptsächlich den bezüglichen Längsmuskeln an, jedoch erhalten einige von ihnen auch eine andere Bedeutung, indem sie eine horizontale Richtung einschlagen und sich den Elementen des äquatorialen Ringmuskels zu dessen Verstärkung anreihen.

Die Nervenzellen des oberen Prototrochrandes.

Außer denjenigen Nervenzellen, welche den oberen, lateralen und pharyngealen Neuromuskelanlagen angehören, sind im oberen

Abschnitt des äquatorialen Ringsystems noch einige andere Nervenzellen vorhanden, die keine directen Beziehungen zu den eben genannten Gebilden zeigen. Solcher Zellen (*n*) fand ich am oberen Prototrochrande bloß drei, wovon eine nach außen vom unpaaren Bauchmuskel (1), die beiden anderen aber im Bereich der oberen Endzweige des dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre (7), die ja bis über den Wimperkranz nach oben vordringen, im Ectoderm eingebettet liegen (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40, 44; Taf. 15 Fig. 51, 52).

Diese ziemlich kleinen Zellen zeichnen sich durch einen runden Kern aus, der nur von einer dünnen Plasmaschicht umgeben ist. Sie befinden sich entweder in einer Ebene mit den oberen Prototrochzellen oder dicht über ihnen. Ihr Zellkörper ist auch rund, scharf contourirt und bloß mit einem Fortsatz versehen, der sich schräg nach innen und unten richtet, um in den äquatorialen Ringnerven einzudringen.

Da die beschriebenen Nervenzellen sich in der Nähe der ähnlich gelegenen, kleineren Muskelanlagen befinden, nämlich die ventrale Zelle nicht weit von dem Orte, wo sich Muskelelemente für den unpaaren Bauchmuskel (1) bilden, die beiden dorsalen Zellen unweit von den Anlagen, welche die oberen Enden der unteren dorsal-medianen Längsmuskeln (7) mit neuen Myoblasten versehen, so liegt die Frage auf der Hand, ob sie nicht zu diesen Muskelbildungsherden genetische Beziehungen haben. Möglicherweise gehören sie morphologisch zu den bezeichneten Muskelanlagen und sind nur secundär von ihnen etwas abgerückt. Dann würden aber diese Anlagen eine Zwischenform bilden, welche den Übergang von den kleinen, nur Myoblasten enthaltenden Muskelanlagen zu jenen zwei Paar größeren Neuromuskelanlagen vermitteln, die wir oben kennen gelernt haben. Im Vergleich zu den letzteren erscheinen sie immerhin in hohem Grade reducirt, nicht nur weil sie bloß wenige Muskelzellen liefern, sondern auch weil ihnen die Sinneselemente ganz fehlen. Alle übrigen kleinen Muskelanlagen, denen auch noch die Nervenzellen abgehen, hätten nun in diesem Sinne einen durchaus rudimentären Charakter.

Im Vorhergehenden war bereits mehrfach von paaren Längsnerven die Rede, die mit dem Ringnerven des Prototrochs in Verbindung stehen; wir wollen sie jetzt etwas näher betrachten.

Die oberen Längsnervenbahnen.

Nach der Ansicht von KLEINENBERG wird in jüngeren Entwicklungsstadien die Verbindung zwischen den an verschiedenen Stellen der oberen Hemisphäre befindlichen larvalen Nervenzellen und dem als Centralapparat der Larve betrachteten Ringnerven des Prototrochs durch die Fortsätze jener Zellen selbst hergestellt. Später, wenn sich mit dem Erscheinen der Anlagen von Sinnesorganen und der gleichzeitigen Bildung entsprechender Theile des Gehirns allmählich die Hirncommissur und die absteigenden Hirnconnective entwickeln, übernehmen die letzteren die Rolle von Leitungsbahnen zwischen den oberen Sinnes- und Nervenapparaten und dem Äquatorialnerv.

Alles das ist zwar richtig, doch existirt außerdem noch eine bestimmte Anzahl absteigender Nerven, welche von meinem Vorgänger übersehen worden sind. Bei der *Lopadorhynchus*-Larve habe ich sieben Paar solcher nervöser Längsbahnen gefunden, die im Bereiche der oberen Hemisphäre zum äquatorialen Ringsystem hinziehen. In einigen von ihnen sind nun thatsächlich, wie wir sehen werden, die unteren Fortsätze gewisser, den höheren Ringsystemen angehöriger Nervenzellen enthalten und verlaufen in denselben nach unten.

Die Längsnervenstämme sind, wie überhaupt alle Nerven der Larve, derart in das Ectoderm eingebettet, dass sie, an der Innenfläche desselben gelegen, auf drei Seiten von den ectodermalen Elementen des Integuments umgeben werden, mit ihrer freien, vierten Seite aber an die primäre Leibeshöhle angrenzen (s. die verschiedenen Abbildungen auf Taf. 15–17).

Der allgemeine, histologische Charakter der larvalen Nerven äußert sich darin, dass sie aus sehr zarten, fest an einander gelegten Fasern bestehen, die sich nur sehr schwach färben. Dank ihrem blassen Farbentone lassen sich diese Nerven vom umgebenden Ectoderm, das freilich auch nur wenig dunkler erscheint, dennoch recht gut unterscheiden. Ein weiteres Merkmal, an welchem man die Nerven erkennen kann, ist natürlich ihre Zusammensetzung aus parallel verlaufenden Fasern. Dieses Structurverhältnis tritt jedoch nur dann ganz klar hervor, wenn die Schnittfläche mit dem Verlauf des Nerven zusammenfällt; ist aber der Nerv quer oder schräg getroffen, so erscheint der fibrilläre Bau weit weniger deutlich. Dazu kommt noch, dass der tiefere Theil des Ectoderms, eben derjenige,

welchem die Nerven eingelagert sind, auch eine faserige Structur besitzt, allerdings von anderem Charakter; dennoch erschwert der letztere Umstand die Beobachtung des Verlaufes der dünneren Nerven manchmal sehr erheblich.

Hier finde ich es angemessen, einige Worte über den feineren Bau des Ectoderms überhaupt einzuschalten. Wenn wir von besonderen Anlagen oder specifisch differenzirten Zellen, z. B. den verschiedenen einzelligen Drüsen, absehen, so erscheint das ganze Larvenintegument in Folge einer überaus festen Verkittung seiner Elemente als continuirliche Schicht mit eingestreuten Kernen ohne irgend welche deutliche Abgrenzung von Zellbezirken. Die einzelnen Ectodermzellen müssen ziemlich groß sein, da die Kerne recht weit von einander abstehen. Die gewöhnlichen Ectodermkerne sind rund oder oval, körnerreich und färben sich nicht besonders dunkel. Im äußeren Theile der Zellen ist eine ziemlich regelmäßige Vacuolisirung bemerkbar, so dass man an Schnitten dicht unter der Körperoberfläche stets einen ganz hellen Saum unterscheiden kann welcher von feinen Scheidewänden, nämlich den dünnen Wandungen der an einander grenzenden Vacuolen, durchsetzt ist. Im ganzen Innentheile des Zellkörpers dagegen ist das Protoplasma dunkler. Hier bildet das Spongioplasma ein dichtes Netzwerk, dessen Maschen größtentheils parallel zur Körperoberfläche in die Länge gezogen sind und in einer helleren Inhaltsmasse feine Körnchen enthalten. Bei der Undeutlichkeit der Zellgrenzen erscheint somit die ganze innere Partie des Ectoderms als eine ununterbrochene, filzige Schicht, in welcher die Kerne eingelagert sind. Dieser also nur scheinbar faserige Bau des Ectoderms ist mehr oder weniger unregelmäßig und bietet eben hierin, sowie in den zwischen den Fasergebilden des Protoplasmas gelegenen Körnchen bei näherem Zusehen ein ausreichendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber den stets regelmäßig parallelfaserigen Nerven der Larve.

In Bezug auf die Anordnung der Längsnervenstämme der oberen Hemisphäre (n^1—n^7 ist zu bemerken, dass die einzelnen Paare ihrem Verlauf nach im Allgemeinen den paaren Längsmuskeln der Larve (2—7) entsprechen, indem sie meist unmittelbar nach außen von den letzteren liegen. Eine Ausnahme hiervon bildet nur das median-ventrale Nervenpaar (n^1), da der entsprechende Muskel (1) unpaar ist und sich folglich in der Mitte zwischen diesen beiden Stämmchen befindet (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 40—44).

Das erste Paar Längsnerven der Bauchseite n^1 stellt zwei dünne Stämmchen vor, die nicht weit von der Medianebene im rechten Winkel aus dem Ringnerven des Prototrochs austreten und in gerader Richtung nach oben verlaufen (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 43). Wie bereits erwähnt, passiren sie dabei die oberen, pharyngealen Neuromuskelanlagen $oPum^1$, kreuzen das erste obere Ringsystem, mit dessen Ringnerven rm^1 sie in Verbindung treten, und dringen schließlich in die Hirncommissur (*Hc*) ein. Dicht davor befindet sich an den in Rede stehenden Nerven ein Paar larvaler Sinnesorgane. Das rechte Stämmchen innervirt nämlich das bei der *Lopadorhynchus*-Larve asymmetrisch gelegene Scheitelwimperorgan *So*. Taf. 15 Fig. 73; Taf. 16 Fig. 76, 79), während der entsprechende linke Nerv an einer besonderen Neuromuskelanlage *so* vorbeizieht. Da nun die letztere sich als rudimentäres Scheitelwimperorgan der linken Seite erwiesen hat, wie weiter unten gezeigt werden soll, so kann man die beiden beschriebenen Längsstämmchen als Scheitelwimperorgannerven bezeichnen.

Das zweite Paar nervöser Längsbahnen n^2 befindet sich auch noch auf der Bauchseite der Larve. Es erlangt eine sehr viel stärkere Ausbildung als alle übrigen Längsnerven der oberen Hemisphäre und bleibt schließlich als einzige Verbindung zwischen den Sinnes- und Nervenapparaten des Kopf- und Rumpftheils übrig. Es sind das die präoralen Abschnitte der Hirnconnective, welche die seitlichen Theile des Nervenschlundrings bilden (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 40, 41). Mit diesen beiden sehr starken Nervenstämmen stehen alle oberen Ringnerven rm^1—rm^3 in Verbindung, ferner die Anlagen der hauptsächlichsten Sinnesorgane der Kopfregion, vor Allem der Riechgrübchen (*go*), der bleibenden (*ap*, *au*) und der vergänglichen Antennen (*at*), aus deren ganglionösen Theilen an die Hirnconnective Nervenzellen herantreten, welche die Hauptmasse des Gehirns herstellen (Taf. 15 Fig. 54—68, 75; Taf. 16 Fig. 76, 82, 85, 86). Im oberen Theile neigen sich die Connective medianwärts gegen einander und gehen im Bogen direct in die transversale Hirncommissur (*Hc*) über. So kommt auf der Bauchseite der Trochophora in der oberen Hemisphäre eine hufeisenförmige Nervenbahn zu Stande, deren Schenkel mit ihren unteren Enden auf dem Ringnerven des präoralen Wimperkranzes stehen.

Das dritte Paar Längsnerven n^3 nimmt bereits eine laterale Lage ein, wenngleich es immer noch etwas näher zur Bauchseite gelegen ist (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 42). Im Durchmesser

sind diese beiden Stämme etwas stärker als die Nerven des ersten Paares. Sie wurden oben schon bei der Beschreibung der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs (*Onmd*) genannt, die sie bald nach ihrem Austritt aus dem Äquatorialnerven dorsal tangiren (Taf. 15 Fig. 58, 67). Aufwärts konnte ich die Nerven des dritten Paares bis zum zweiten oberen Ringsystem (*rm²*) verfolgen, wo sich ihnen die absteigenden Fortsätze des ventralen Paares (*sN.v*) der vier riesigen, von KLEINENBERG beschriebenen Nervenzellen anschließen. Ob die Längsnerven hier enden oder sich noch weiter nach oben hin fortsetzen, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben; jedenfalls aber hat die betreffende Leitungsbahn wenigstens in den aufsteigenden Ausläufern der bezeichneten multipolaren Nervenzellen eine weitere, obere Verlängerung.

Die Nerven des vierten Paares (*n⁴*) liegen ganz seitlich, indem sie ungefähr auf der Grenze zwischen der ventralen und dorsalen Körperhälfte verlaufen (Taf. 13 Fig. 34, 36; Taf. 14 Fig. 43). Sie sind etwas dünner als das vorhergehende Paar und aufwärts bloß bis zum zweiten oberen Nervenring deutlich erkennbar. Hier jedoch kommen vom Scheitelpol her genau längs demselben Meridiane die nach unten gerichteten Fortsätze eines Paares riesiger, multipolarer Nervenzellen (*sN.*), welche dem dritten, obersten Ringsystem angehören, herab. Wenn ich nicht irre, so treten die unteren Enden dieser Zellfortsätze in die Nerven des vierten Paares ein.

Das fünfte und sechste Paar larvaler Längsnerven, welches in der dorsalen Hälfte des Körperumfanges gelegen ist, habe ich nach oben auch bloß bis zum zweiten Ringsystem verfolgen können (Taf. 13 Fig. 34, 36; Taf. 14 Fig. 44). Von ihnen ist das fünfte Paar (*n⁵*) etwas stärker als das sechste und hat ungefähr denselben Durchmesser wie das dritte Nervenpaar. Eine Ähnlichkeit mit dem letzteren besteht ferner darin, dass auch das fünfte Paar Längsstämme oben bis an das dorsale Paar riesiger Nervenzellen (*sN.d*) des zweiten oberen Nervenringes herantritt und, wie es scheint, dessen herablaufende, untere Fortsätze in sich aufnimmt. Auch hier bilden dann wiederum die oberen Fortsätze dieser zwei Zellen die Verlängerung der betreffenden Leitungsbahn gegen den oberen Körperpol hin. Die Nerven des sechsten Paares (*n⁶*) sind sehr dünn; sie zeichnen sich durch nichts Hervorhebenswerthes aus.

Das letzte, siebente Paar (*n⁷*) ist auch ziemlich dünn und verlässt den Ringnerven des Prototrochs in geringem Abstande rechts und links von der dorsalen Mittellinie. Diese beiden medianen

Rückennerven reichen aufwärts bloß bis zum ersten oberen Nervenring (*rno*^{1}) und treten hier an ein Paar Neuromuskelanlagen (*da*) heran, welche Kleinenberg als Rückenantennen bezeichnet hat. Ungefähr auf demselben Niveau endigen auch die oberen Endverzweigungen des dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre (7). An den unteren Enden der Nerven des siebenten Paares befinden sich die beiden dorsalen Nervenzellen des oberen Prototrochrandes (Taf. 13 Fig. 34, 36; Taf. 14 Fig. 44).

Der Vollständigkeit halber seien hier noch zwei ganz kurze, feine Nerven (*Pno*) der Bauchseite erwähnt, die medianwärts von den Längsnervenstämmen des ersten Paares aus dem äquatorialen Ringnerven austreten. Ich nenne dieselben obere Schlundnerven, da sie die oberen, medianen Theile der sackförmigen Schlundanlagen (*P*) innerviren (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40). Ein jeder von ihnen giebt noch einen abwärts gerichteten Zweig ab, welcher längs der oberen Wand des Stomodäums (*VD*) seinen Verlauf nimmt (Taf. 17 Fig. 118).

Das System des ersten, oberen Nervenringes.

In einiger Entfernung oberhalb des präoralen Wimperkranzes werden die beschriebenen Längsnerven von einem Ringnerven (*rno*^{1}) gekreuzt und in transversaler Richtung unter einander in Verbindung gesetzt (Taf. 13 Fig. 34, 35; Taf. 14 Fig. 40—44). Zum System dieses ersten oberen Nervenringes gehören verschiedene Gruppen von Nervenzellen, Muskelanlagen, Anlagen provisorischer und definitiver Sinnesorgane des Kopfes, sowie gewisser Hirnganglien. Unter allen genannten Gebilden sind die dicht bei einander gelegenen, an die Längsnerven des zweiten Paares, d. h. an die Hirnconnective sich anlehnenden Anlagen der Nackenwimperorgane (*go*) und der hinteren Antennen (*ap*) die bedeutendsten. Davon befinden sich die ersteren etwas niedriger als die letzteren, näher zum präoralen Wimperkranze. Beide Anlagenpaare entstehen im Bereiche eines Paares lateraler Ectodermverdickungen der oberen Hemisphäre, welche Kleinenberg Sinnesplatten des Kopfes nannte.

Die Anlagen der Nackenwimperorgane.

Die Anlagen der sog. Geruchsorgane oder Nackenwimperorgane, wie diese Gebilde eigentlich heißen sollten, da wir über deren

physiologische Bedeutung noch lange nicht im Klaren sind, sollen nach der Darstellung KLEINENBERG's aus hellen, pyramidenförmigen Wimperzellen bestehen, die mit ihren sich verjüngenden, distalen Enden am Boden einer kleinen Grube die Körperoberfläche erreichen und in ihrem breiteren, basalen Abschnitte den Kern enthalten. An der Bauchseite einer jeden Anlage beschrieb KLEINENBERG je zwei etwas größere »Reflexzellen«, deren Hauptfortsätze seiner Meinung nach in die Gruppe der von ihm für die percipirenden Elemente des Organs gehaltenen Wimperzellen eintreten; dorsalwärts aber soll sich jederseits eine indifferente Zellgruppe anschließen, aus welcher sich später, gegen das Ende der Metamorphose, die peripheren Ganglien der Geruchsorgane und die ihnen entsprechenden, hinteren Hirnlappen entwickeln. Beide Grübchen werden mit der Zeit tiefer und erhalten besondere Retractoren; im ausgebildeten Zustande aber können die Organe nach außen vorgestülpt werden und erscheinen dann als gestielte, pilzförmige Anhänge des Kopflappens.

In dem von uns betrachteten Entwicklungsstadium sind die Anlagen der Nackenwimperorgane (*go*) bereits complicirter, als es KLEINENBERG dargestellt hat (Taf. 13 Fig. 35; Taf. 14 Fig. 41). Dicht über dem Prototroch liegend, schließen sich diese Anlagen dem ersten oberen Ringnerven von unten her an; sie befinden sich bei der Trochophora auf der Bauchseite, etwas lateralwärts von den Hirnconnectiven (*n²*), sich ihnen mit ihren basalen Theilen anschmiegend. In der Tiefe verläuft hier das entsprechende Längsmuskelpaar (2).

Den centralen Theil einer jeden Anlage, dessen Achse mit dem betreffenden Radius des Körperumfanges zusammenfällt, bildet eine Gruppe von Wimperzellen, welche ringsherum von besonderen Sinneselementen umgeben ist. Dem Achsentheile der Anlage entspricht an der Oberfläche eine kleine Grube, und ventral von demselben liegen die beiden großen, von KLEINENBERG erwähnten Nervenzellen, während sich dorsal eine besondere, mit den Hirnconnectiven in Verbindung stehende Ganglienanlage *ggo* befindet. Zwischen dieser Ganglienanlage und dem Achsentheile der in Entwicklung begriffenen Geruchsorgane, sowie auch zwischen dem letzteren und den großen Nervenzellen, bilden sich primäre Muskelelemente, die hier aus dem Ectoderm in die primäre Leibeshöhle hineinwandern. Unmittelbar über den jungen Nackengrübchen finden wir die Anlagen der hinteren Antennen *ap* und nach hinten von ihnen die

oberen Partien der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs (*Oum*) mit den Längsnerven des dritten Paares (n^3) und den entsprechenden Längsmuskeln der Larve (3).

Die Wimperzellen der jungen Geruchsorgane (*go*, Taf. 15 Fig. 54, 58) stellen ziemlich breite, helle epitheliale Elemente vor — es sind deren vorläufig bloß 5 oder 6 vorhanden. Sie lassen im schmäleren distalen Zelltheile eine deutliche Längsstreifung erkennen, die den glänzenden, zu einem scharf abgegrenzten Saume zusammengefügten Fußstücken der Wimperhaare entspricht. Die Cilien sind hier ziemlich lang und bilden zusammen in der Mitte des Grübchens gewöhnlich ein pinselförmiges Büschel. Die runden oder leicht ovalen Kerne der Wimperzellen nehmen bei der Färbung einen ziemlich gleichmäßigen, mittelstarken Farbton an; sie enthalten nur wenige, kleine Chromatinkörnchen, dafür aber stets einen scharf umschriebenen, ganz dunklen, runden Nucleolus, wie ein solcher überhaupt für die verschiedenen Wimperepithelien der *Lopadorhynchus*-Larve charakteristisch ist. Meiner Ansicht nach haben die Wimperzellen morphologisch die Bedeutung von Stützelementen des epithelialen Abschnittes der Sinnesorgananlage, während sie physiologisch eine Vorrichtung zur beständigen Erneuerung des Wassers in der Umgebung vorstellen.

Als percipirende Elemente der Geruchsorgananlagen sind hier typische, rings um die centrale Gruppe der Wimperzellen angeordnete Sinneszellen (*s*) vorhanden, wie wir solche auch in den Anlagen der übrigen Sinnesorgane bei der *Lopadorhynchus*-Larve regelmäßig wiederfinden. Es sind das dünne, gestreckte Zellen von annähernd spindelförmiger Gestalt, deren ovaler Kern sich im leicht verdickten, mittleren Theile des Zellkörpers befindet. Ihre Kerne sind hell und enthalten Chromatingebilde von verschiedener Größe und Form, welche einen oder zwei dunkle Nucleolen in unregelmäßiger Anordnung umgeben. Die dünnen, distalen Zellenenden erreichen die Körperoberfläche dicht neben den Wimperzellen und sind hier im Leben wahrscheinlich mit Sinneshärchen ausgestattet, während die fadenförmig ausgezogenen, inneren Fortsätze sich längs der Innenfläche des Ectoderms gegen die Hirnconnective hinwenden und in dieselben eintreten, was sich am besten an Längsschnitten constatiren lässt (*go s*, Taf. 15 Fig. 55—62). Hier mischen sie sich unter die übrigen Fasern der bezeichneten Längsstämme und haben somit die Bedeutung echter Nervenfortsätze peripherisch gelegener Sinnesnervenzellen oder sog. neuroepithelialer Elemente.

Ventral vom percipirenden Achsentheile einer jeden Geruchsorgananlage liegen, wie gesagt, je zwei große Nervenzellen (*n*; Taf. 17 Figg. 54, 58). Diese Elemente erreichen die Körperoberfläche nicht, haben eine birnförmige Gestalt und sind distal stumpf abgerundet, während sie sich in entgegengesetzter Richtung zu einem ziemlich kräftigen Fortsatze zuspitzen, der ebenfalls in die Hirnconnective eindringt. Ihr großer Zellkörper besteht aus feinkörnigem Protoplasma und enthält dunkle, verschieden geformte, chromophile Bildungen, sog. Nissl'sche Körper, die in älteren Stadien noch viel deutlicher wahrnehmbar sind. Indem sich diese Gebilde um den Kern concentrisch, im zugespitzten Ende der Zelle aber mehr in der Längsrichtung anordnen, simuliren dieselben nicht selten eine Faserstructur des Protoplasmas, die sich in den Fortsatz der Nervenzelle hinein fortzusetzen scheint. Der Zellkern ist hier in der Regel sehr groß, rund und bläschenförmig, wobei die Kernmembran sehr deutlich zu unterscheiden ist; im Centrum des Kernes befindet sich im hellen Kernsafte ein großer, dunkler Nucleolus, umgeben von ziemlich gleichmäßig in einer Schicht angeordneten, annähernd gleich großen, auch recht dunklen Chromatinkörperchen. Eine solche Structur des Kernes und des Zellkörpers ist für diese Art von unipolaren Nervenzellen, wie wir sie noch bei verschiedenen anderen Sinnesorgananlagen wiederfinden werden, ganz allgemein charakteristisch.

Die Ganglienanlagen (*ggo*, welche den Nackenwimperorganen angehören, liegen gleich oberhalb und etwas dorsal vom Achsentheile der letzteren. In Folge dessen befinden sich dieselben fast auf gleicher Höhe mit den hinteren Antennenanlagen (Taf. 15 Fig. 65, für deren Theile sie auch leicht gehalten werden könnten, falls man sich auf das Studium von Querschnitten beschränken wollte. Dagegen wird die Zugehörigkeit der bezeichneten Ganglienanlagen zu den Geruchsorganen bei Durchmusterung von Längsschnitten, deren Ebene mit dem dem Achsentheile der Organanlage entsprechenden Radius des Körperumfangs zusammenfällt, sofort klar (Taf. 15 Fig. 59). Auf gewöhnlichen Sagittal- und Frontalschnitten aber ist dieses Verhalten weniger gut zu erkennen, da hier die peripheren Theile der Elemente der Ganglienanlage schräg durchschnitten sind.

Noch anschaulicher treten die gegenseitigen Beziehungen der Anlagen des gangliösen und percipirenden Abschnittes der in Entwicklung begriffenen Geruchsorgane auf ähnlichen Längsschnitten von etwas jüngeren Larven hervor, wo die Zahl der Elemente in

den einzelnen Theilen der in Rede stehenden Gebilde eine geringere ist (Taf. 15 Fig. 56, 57). Da kann man sich leicht davon überzeugen, dass die dünnen, peripheren Enden der äußersten Zellen der Ganglienanlage die Körperoberfläche dicht neben den entsprechenden Enden der Sinneszellen des Geruchsorgans erreichen.

In solchen jüngeren Entwicklungsstadien stellen die Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane eine einheitliche, compacte Zellmasse vor; aber schon wenig später differenziren sie sich in einen äußeren und einen inneren Abschnitt (Taf. 15 Fig. 65). Im äußeren Abschnitt behalten die Zellen vorläufig ihre dünnen, peripheren Fortsätze bei, welche, zu einem Bündel vereinigt, sich bis zum Rande des Wimpergrübchens erstrecken. Die Kerne sind hier hell und von ovaler Form, und somit erinnern diese Elemente an die Sinneszellen des Organs. Im inneren Abschnitte der Ganglienanlage sind die Zellkerne mehr rund, und die betreffenden Elemente haben sich bereits vollständig von der Körperoberfläche in die tiefere Ectodermschicht zurückgezogen, wo sie jetzt eine rundliche Zellgruppe bilden, aus deren Centrum ein kegelförmiges Bündel von Nervenfasern hervortritt. Diese Fasern sind nun nichts Anderes als die Innenfortsätze der Zellen selbst, die also im tieferen Abschnitte der Ganglienanlage zu echten Nervenzellen geworden sind. In beiden Theilen der Ganglienanlage zeichnen sich die Elemente durch ein sehr geringes Quantum von Zellplasma aus, das die Kerne in Form einer äußerst dünnen, schwer zu erkennenden Schicht umgiebt. Die ziemlich hellen Kerne enthalten einen dunklen Nucleolus und eine gewisse Anzahl scharf umschriebener Chromatinkörner.

Das centrale Faserbündel der inneren Zellgruppe ist ein wenig aufwärts gerichtet und tritt zusammen mit einem ähnlichen Bündel von Nervenfasern, welches von der benachbarten Ganglienanlage der entsprechenden, hinteren Antennenanlage herrührt, in das absteigende Hirnconnectiv ein. Die beiden hier erwähnten Ganglienanlagenpaare liegen so dicht bei einander, dass es manchmal, besonders an Querschnitten durch die Larve, außerordentlich schwer fällt, ihre gegenseitige Abgrenzung zu bestimmen. Dieser Umstand wird wahrscheinlich auch daran schuld gewesen sein, dass Kleinenberg die Ganglienanlagen der Geruchsorgane nicht als besondere, selbständige Gebilde von den Ganglienanlagen der hinteren Antennen unterschieden hat.

Was nun die Muskelelemente betrifft, die im Bereich der

Geruchsorgananlagen ihren Ursprung nehmen, so entstehen sie aus gestreckten, dunkelkernigen Zellen (*mx*), welche den percipirenden Achsentheil des Organs unmittelbar umgeben (Taf. 15 Fig. 54, 56—59). Somit befinden sich die hier aus dem Ectoderm hervorgehenden primären Muskelzellen wiederum in den engsten Beziehungen zu den Sinnes- und Nervenzellen der betreffenden Sinnesorgananlage. Diese Myoblasten, bei deren Entwicklung auch hier die oben dargestellte Metamorphose leicht festgestellt werden kann, liefern das Material, aus welchem sich in der Folge die speciellen Muskeln der Nackenwimperorgane zusammensetzen. Außerdem aber schließt sich ein Theil derselben dem in der Nähe vorbeiziehenden Längsmuskelpaare (2) der Larve an, und etliche Muskelzellen bilden noch einige unter dem Ectoderm gelegene Ringmuskelfasern.

Sehr schön tritt die Bildung von Muskelzellen innerhalb der Geruchsorgananlagen bei etwas älteren, etwa der Fig. 6 von Kleinenberg entsprechenden Larven hervor, indem hier von vorn herein sowohl der Kern als auch der Muskelfortsatz der Zellen einen höheren Differenzirungsgrad beurkunden (*mx*, Taf. 15 Fig. 61—63). In solchen älteren Stadien scheint die Production von Muskelzellen schneller von statten zu gehen, so dass wir in jeder Anlage eine größere Anzahl von jungen Myoblasten vorfinden; ferner kann man sich in diesem Falle in Bezug auf die Vertheilung dieser Elemente und ihre Theilnahme am Wachsthumsprocess dieses oder jenes in Entwicklung begriffenen primären Muskels leichter orientiren.

In dem bezeichneten, etwas älteren Stadium sind auch alle übrigen Elemente reichlicher vorhanden und besser differenzirt. So sieht man z. B. an geeigneten Längsschnitten (Taf. 15 Fig. 61—63) vollkommen deutlich, dass die spindelförmigen, mit ovalem, hellem Kerne versehenen Sinneszellen (*sz*) ihren inneren Fadenfortsatz in die Hirnconnective (*n²*) hineinsenden, und dass sich derselbe den übrigen Nervenfasern der letzteren beigesellt. Die Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane (*ggo*) sind bedeutend größer geworden, umgreifen theilweise die Hirnconnective von außen und documentiren sich dadurch schon jetzt als zukünftige Bestandtheile des Gehirns, obgleich die Elemente ihrer Außenabschnitte immer noch bis an die Körperoberfläche heranreichen. Die Wimperzellen (*go*) haben sich gleichfalls vermehrt und sind zu dünneren und relativ höheren, cylindrischen Zellen geworden, weshalb denn auch ihre Kerne dichter zusammengedrängt erscheinen. Zugleich beginnt nun derjenige Abschnitt der äußeren Oberfläche, welcher die Wimpercilien trägt, sich

in der Mitte des ursprünglichen Grübchens in Form eines Hügels allmählich vorzuwölben (Taf. 15 Fig. 61).

Zu alledem wäre hinzuzufügen, dass sich inzwischen noch ein neuer Bestandtheil in den jungen Geruchsorganen herausgebildet hat — ein besonderes peripherisches Ganglion (*ggo'*, Taf. 15 Fig. 58). Es hat sich nämlich allem Anscheine nach ein Theil der Sinneszellen in die Tiefe zurückgezogen, wobei ihr Kern sowohl als auch der Zellkörper sich abgerundet hat. Das Resultat einer solchen Umwandlung ist eine Gruppe kleinerer Nervenzellen, die nach außen an den percipirenden Achsentheil des jungen Geruchsorgans angrenzt, nach innen aber, wie auch schon vorher, vermittels der proximalen Zellfortsätze mit den Hirnconnectiven in Verbindung steht.

Die Anlagen der hinteren Antennen.

Nach der Darstellung Kleinenberg's sollen sich die hinteren Antennen etwas später als die Nackenwimperorgane anlegen. Diese Anlagen erscheinen in den erwähnten Sinnesplatten des Kopfes zuerst als ein Paar kleiner, knospenförmiger Zellgruppen. In der Tiefe des Ectoderms, nach innen von diesen percipirenden Theilen der Sinnesorgananlagen, finde eine starke Vermehrung der ectodermalen Elemente statt, und aus diesem Wucherungsprocesse gehen Nervenzellen hervor, von denen eine gewisse Anzahl sich den vorderen Hirnganglien anschließt. Der größte Theil dieser Nervenzellen aber, welche sowohl hier als in den Anlagen der vorderen, definitiven Antennen gebildet werden, sollen den hinteren Hirnlappen den Ursprung geben. Später, so berichtet uns Kleinenberg weiter, entsteht im Achsentheil einer jeden Antennenanlage ein Bündel von Nervenfasern, welches den proximalen Abschnitt des Antennennerven vorstellt und, in die Tiefe vordringend, an der Herstellung der transversalen Hirncommissur sich betheiligt.

Der Bau der jungen Anlagen des hinteren Antennenpaares ist auch bedeutend complicirter, als sich das mein Vorgänger vorgestellt hat; übrigens gab er selbst zu, dass ihm die besonders in älteren Stadien sich hier abspielenden, histogenetischen Vorgänge nicht ganz klar geworden seien.

Die Anlagen der hinteren Antennen *ap* liegen dicht über den Geruchsorgananlagen, jedoch etwas mehr ventral als die letzteren, so dass sie sich genau nach außen von den Hirnconnectiven (n^2)

befinden, die sie mit ihren Elementen zum Theil umgreifen (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 41).

Es lassen sich in den Antennenanlagen folgende Hauptbestandtheile unterscheiden: ein aus Sinnes- und Stützzellen zusammengesetzter, percipirender Achsentheil, der mit den Hirnconnectiven in directer Verbindung steht, hier noch mit einem besonderen, peripheren Ganglion versehen und von jungen Muskelzellen umgeben ist; eine Ganglienanlage (*gap*), die sich dorsalwärts und etwas von oben her dem percipirenden Theile anschließt, und endlich ein Paar ventral gelegener, großer, birnförmiger Nervenzellen.

Fast der ganze Achsentheil besteht aus dünnen, langen Zellen, die nur im mittleren, den länglich ovalen Kern enthaltenden Abschnitte etwas verdickt sind. Da nun alle Elemente dicht an einander liegen, so bilden sie zusammen einen in der Mitte und im Innentheile verdickten Körper, welcher nach außen hin allmählich dünner wird; hier reichen die verdünnten, zu einem Bündel zusammengelegten, peripheren Zellenden bis an die Körperoberfläche, die sich an dieser Stelle in Form eines kleinen, flachen Grübchens einsenkt. So erinnert der Achsentheil der Antennenanlage thatsächlich an die bei Wirbellosen vielfach vorkommenden, einfachen Sinnesorgane, welche allgemein als Sinnesknospen bezeichnet werden.

In der Mitte des knospenförmigen Gebildes befinden sich die eigentlichen Sinneszellen (*sz*), die hier etwas länger sind als in den Anlagen der Nackenwimperorgane, sonst aber genau denselben histologischen Charakter zeigen wie dort; ihre Nervenfortsätze treten auch hier in die Hirnconnective (*n²*) ein (Taf. 15 Fig. 65, 66). Außerdem enthält der Achsentheil der Antennenanlage noch andere Elemente, die auf den ersten Blick den Sinneszellen sehr ähnlich sind, sich von ihnen aber dadurch unterscheiden, dass die Kerne mehr in die Länge gezogen sind, und dass die proximalen Zellenenden nicht mit den Hirnconnectiven in Verbindung treten, sondern, an der Innenfläche des Ectoderms angelangt, sich auf dessen Basalmembran stützen (*st*, Taf. 15 Fig. 65). Diese epithelialen Elemente, welche meiner Meinung nach morphologisch den Wimperzellen der Geruchsorgane entsprechen, werden wir als Stützzellen der Sinnesknospe zu betrachten haben. Indem sich dieselben später vermehren und allmählich sehr bedeutend in die Länge strecken, werden wahrscheinlich diese Zellen das Vorwachsen des Antennenkegels über die allgemeine Körperoberfläche hinaus verursachen.

Zum Achsentheile der hinteren Antennenanlagen gehört noch

eine gewisse Anzahl kleiner Nervenzellen, die den Hirnconnectiven von außen anliegen und bereits auf dem von uns betrachteten Larvenstadium ein peripheres Antennenganglion (*gap'*) herstellen (Taf. 15 Fig. 66). Dieser Bestandtheil der Anlage entwickelt sich hier also früher als bei den Nackenwimperorganen. Der Bildungsmodus ist wahrscheinlich derselbe, wie dort, indem die bezeichneten Nervenzellen vermuthlich durch Umwandlung von Elementen entstehen, die anfangs als sensible Neuroepithelzellen bis an die Körperoberfläche reichten. Diese Vermuthung stützt sich einerseits auf die gegenseitigen intimen Lagebeziehungen der in Rede stehenden Elemente und der Sinneszellen, sowie andererseits auf den Umstand, dass bei jüngeren Larven nur die letztere Zellart im Achsentheil der Antennenanlage vorhanden ist (*ap*, Taf. 15 Fig. 55). Hier sei noch hinzugefügt, dass in solchen jüngeren Stadien in Folge der wenig vorgeschrittenen Differenzirung der Elemente die Sinnes- und Stützzellen kaum von einander unterschieden werden können.

Das Austreten der primären Muskelzellen (*m'*), die sich im ganzen Umkreise des Achsentheiles im Ectoderm bilden, lässt sich in den Antennenanlagen sehr gut verfolgen (Taf. 15 Fig. 60, 64, 66). Die Anzahl der hier entstehenden Myoblasten ist viel größer als in den Anlagen der Geruchsorgane: sie nimmt noch bedeutend zu in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien, wo diese kleinen, dunkelkernigen Zellen in solcher Menge auftreten, dass man den Eindruck erhält, als würden die innersten Zellen von den mehr nach außen gelegenen gegen die innere Grenze der Ectodermschicht geradezu vorgeschoben und in die primäre Leibeshöhle hinausgedrängt (Taf. 15 Fig. 67, 68).

Nach dem Verlassen der Antennenanlagen schließt sich ein großer Theil der primären Muskelzellen dem an der Innenseite der Hirnconnective herabziehenden Längsmuskelpaare der Larve (2) an, während ein anderer Theil den speciellen Antennenmuskeln, die erst relativ spät zu vollkommener Ausbildung gelangen, den Ursprung giebt. Die übrigen Myoblasten liefern subcutane Ringmuskelfasern.

Wie bei den jungen Nackenwimperorganen, so enthalten auch hier die den hinteren Antennen angehörigen Ganglienanlagen (*gap*) anfangs nur eine einzige Art von Zellen, welche alle mit peripheren Fortsätzen ausgestattet sind (Taf. 15 Fig. 55, 56). Die letzteren bilden ein ziemlich festes Bündel, welches das oberflächliche Grübchen des Achsentheiles der Antennenanlage dicht neben

den distalen Enden der Sinneszellen erreicht. Mit fortschreitender Entwicklung sondert sich die Zellmasse einer jeden Ganglienanlage wiederum in einen äußeren Abschnitt, dessen Zellen mit der Körperoberfläche in Verbindung bleiben, und einen inneren Abschnitt, wo die Elemente zu Nervenzellen werden, deren Zellfortsätze zu einem in die Hirnconnective eindringenden Faserkegel zusammentreten (Taf. 15 Fig. 59, 60, 64, 66, 68). Die inneren Abschnitte der Ganglienanlagen, welche von den Außentheilen her beständig neue Zellmassen erhalten, wachsen ziemlich rasch, umgreifen allmählich die Hirnconnective und erscheinen schon bald als ein Paar gut abgegrenzter Hirnlappen (Taf. 15 Fig. 61).

In Bezug auf die zwei Paar großen, birnförmigen Nervenzellen (*n*), welche sich ventral vom Achsentheile der hinteren Antennenanlagen befinden und ihren Fortsatz in die Hirnconnective senden, wäre nur hinzuzufügen, dass in deren Protoplasma bei älteren Larven die Nissl'schen Körper noch schärfer hervortreten als in den entsprechenden Elementen der jungen Nackenwimperorgane (Taf. 15 Fig. 66—68).

In etwas vorgeschrittenerem Entwicklungsstadium ist der Achsentheil der Antennen (*ap*) schon bedeutend größer, wobei die Knospenform desselben in Folge einer gesteigerten Anhäufung von Zellen in der inneren Partie noch besser zum Ausdruck gelangt (Taf. 15 Fig. 64, 67, 68). Gleichzeitig sind jedoch alle Elemente, nachdem sie sich mehrfach getheilt haben, bedeutend kleiner geworden und dichter zusammengerückt, und ihre Kerne haben im Allgemeinen ein mehr gleichförmiges Aussehen erhalten. Daher wird es nunmehr sehr schwer zu unterscheiden, welche von diesen vielen, dicht gedrängten Elementen die Bedeutung von Sinneszellen haben, und welche Stützzellen sind. Auch die distale Grenze des peripheren Antennenganglions (*gap'*) lässt sich jetzt schwer feststellen, obwohl die es zusammensetzenden, kleinen Nervenzellen an ihren runden Kernen im Ganzen recht gut zu erkennen sind. Dafür ist aber zu dieser Zeit das centrale Faserbündel und dessen Verbindung mit dem Hirnconnectiv sehr deutlich wahrnehmbar (Taf. 15 Fig. 68); es repräsentirt die Anlage des Antennennerven. Ihm schließen sich wahrscheinlich auch die Nervenfortsätze der Sinneszellen des Organs an, obgleich ein Theil derselben, das periphere Ganglion umgebend, selbständig in das Hirnconnectiv einzudringen scheint.

Der erste, obere Ringnerv und dessen kleinere Neuromuskelanlagen.

Dieser Ringnerv (*rno*^{1}) wird durch die Hirnconnective und die an denselben gelegenen Anlagen der Nackenwimperorgane und der hinteren Antennen in zwei ihrer Ausdehnung und Ausbildung nach verschiedene Abschnitte getheilt (Taf. 13 Fig. 34).

Der kürzere, ventrale Abschnitt des Ringnerven stellt gewissermaßen eine dünne Quercommissur vor, welche die beiden Hirnconnective (*n*^{2}) auf dem Niveau der hinteren Antennenanlagen mit einander in Verbindung setzt. Diese Commissur befindet sich, wie alle Nerven der Larve, im Ectoderm an dessen innerer Grenzfläche. Sie kreuzt die beiden dünnen Längsnerven des ersten Paares (*n*^{1}) und geht mit ihrem mittleren Theile in einiger Entfernung unterhalb des Scheitelwimperorgans (*So*) vorbei. Der Abstand des letzteren von der ventralen Partie des ersten, oberen Ringnerven variirt innerhalb gewisser Grenzen je nach dem Contractionszustande der larvalen Längsmuskeln, welche manchmal eine recht bedeutende Verkürzung der Längsachse der oberen Hemisphäre hervorrufen können (Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 76—78).

Im dorsalen Abschnitt, der einen bedeutend größeren Theil des Körperumfanges umfasst, ist der Ringnerv viel stärker entwickelt (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 41—44). Am dünnsten ist derselbe hier in der Mitte der Rückenseite und wird lateral, mit seiner Annäherung an die Anlagen der hinteren Antennen allmählich dicker. Hier angelangt, wenden sich die seitlichen Theile des Ringnerven etwas aufwärts und dringen von oben her in die Ganglienanlagen der hinteren Antennen ein, um sich dort dem centralen Faserbündel anzuschließen und mit diesem vereint in die Hirnconnective einzutreten (Taf. 15 Fig. 59, 64, 66, 68).

Auf den ersten Blick könnte es den Anschein haben, als wäre an dieser Stelle die Continuität des Ringnerven unterbrochen, in Wirklichkeit besteht aber doch eine directe Verbindung zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitte, welche durch die absteigenden Hirnconnective vermittelt wird. Innerhalb der letzteren nämlich zieht ein Theil der Fasern des Ringnerven eine kurze Strecke weit abwärts und verlässt dann die Connective gleich unterhalb des Achsentheils der Antennenanlage in horizontaler Richtung. Indem sich die beiderseitigen Fasern in der Mittellinie des Körpers treffen und unter einander vermischen, stellen sie den Haupttheil des ventralen Abschnittes vom beschriebenen Ringnerven her.

Mit dem dorsalen Abschnitte des Ringnerven treten alle oberen Längsnerven, angefangen vom dritten Paare (n^3—n^7), in Verbindung.

Seiner ganzen Ausdehnung nach wird der erste, obere Ringnerv von Nervenzellen verschiedener Größe begleitet. Die größten von ihnen befinden sich an den seitlichen Theilen des Ringnerven in der Nähe der Stellen, wo derselbe in die Ganglienanlagen der hinteren Antennen eintritt. Von hier ab dorsalwärts, sowie im ventralen Abschnitte, wo die Anzahl solcher Elemente am geringsten ist, werden die Nervenzellen immer kleiner. Die Anordnung der Zellen ist keine ganz regelmäßige, doch macht sich immerhin ein Vorherrschen derselben an denjenigen Punkten des Umkreises bemerkbar, an denen die Längsnervenstämme den Ringnerv passiren (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 40—44).

In jüngeren Entwicklungsstadien, wo der Ringnerv (rno^1 im Allgemeinen noch ganz dünn ist, liegen die Nervenzellen (nz) demselben nur von außen an, befinden sich also bloß in der mittleren Schicht des Ectoderms (Taf. 15 Fig. 52, 69). Später dagegen versenken sich viele von ihnen mit ihrem Plasmakörper entweder theilweise oder ganz in die Fasermasse der nervösen Ringbahn (Taf. 15 Fig. 70—72).

Fast alle hierher gehörigen Nervenzellen zeichnen sich durch scharfe Umrisse aus, welche nur in denjenigen Fällen weniger deutlich hervortreten, wo wir es mit ganz jungen Elementen zu thun haben, die sich noch in dem Stadium der allmählichen Umbildung aus gewöhnlichen Ectodermzellen befinden. Solche Elemente haben einen relativ geringen Plasmagehalt, sind jedoch an ihren charakteristischen Kernen bereits zur Genüge erkennbar. Die vollkommen ausgebildeten Nervenzellen haben einen recht ansehnlichen, feingranulirten Plasmakörper und stets einen hellen, ovalen, seltener runden, bläschenförmigen Kern, versehen mit einer dunklen, ziemlich derben Kernmembran, einem compacten Nucleolus in centraler oder nur wenig excentrischer Lage und um denselben herum, im hellen Kernsafte, einer geringen Anzahl scharf umschriebener Chromatinkörner. Die meisten Nervenzellen des ersten, oberen Ringsystems sind bipolar, von annähernd spindelförmiger Gestalt. Ihre Fortsätze, die in entgegengesetzter Richtung vom Zellkörper ausgehen, verlaufen horizontal und mischen sich unter die übrigen Fasern des Ringnerven. Wie es scheint, kommen hier auch unipolare und möglicher Weise noch multipolare Zellformen vor, jedoch mit weniger deutlichen Umrissen als die eben beschriebenen Elemente.

In ganz ähnlicher Weise, wie wir das am oberen Rande des präoralen Wimperkranzes gesehen haben, bilden sich auch im Bereiche des ersten, oberen Ringsystems primäre Muskelzellen (*m*¹ aus kleinen, am ganzen Umkreise vertheilten, ectodermalen Anlagen (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 40—44). Der Grad der Ausbildung dieser Anlagen und ihre Beziehungen zu den benachbarten Elementen sind hier jedoch etwas andere. Obgleich auch in diesem Falle die Myoblasten, deren Zahl hier eine bedeutend größere ist, hauptsächlich in den an die larvalen Längsmuskeln angrenzenden Ectodermbezirken entstehen, so bedingt doch gerade diese Anordnung der Muskelbildungsherde ihre intimeren Beziehungen zu den Nervenzellen des Systems, die ja, wie gesagt, sich vor Allem an eben denselben Stellen gruppiren, d. h. in der Umgebung der den longitudinalen Larvenmuskeln entsprechenden Längsnervenpaare. In der That treten hier die meisten Muskelzellen neben und selbst zwischen den in angegebener Weise am Ringnerven angeordneten Nervenzellen aus dem Ectoderm in die primäre Leibeshöhle hin aus. Somit würden diese ectodermalen Zellgruppen, in welchen wir neben einander Nervenzellen und im Entstehen begriffene Myoblasten vorfinden, eine Reihe kleiner Neuromuskelanlagen vorstellen, denen bloß die Sinneszellen fehlen. Der Process der Muskelbildung aus mehr indifferenten Ectodermzellen ist hier genau dieselbe, wie ich ihn oben dargestellt habe, und lässt sich an geeigneten Schnitten sehr gut erkennen (Taf. 15 Fig. 52, 69, 72; Taf. 16 Fig. 76—78; bei *rno*¹).

Die beschriebenen Neuromuskelanlagen liefern das Zellmaterial für die weitere Ausbildung der larvalen Längsmuskeln, die in Folge eines derartigen Bildungsmodus eines Theils der sie zusammensetzenden Elemente also auch im Bereiche des ersten, oberen Ringsystems am Larvenintegument befestigt sind, was auf Längsschnitten besonders deutlich zu sehen ist (3—6, Taf. 14 Fig. 42—44; 1, Taf. 16 Fig. 76, 77).

Außerdem verwandelt sich hier wiederum eine gewisse Anzahl von Myoblasten in Ringmuskelfasern, von denen einige zu einem concreten, den Ringnerven begleitenden Muskelringe (*orm*¹) zusammentreten. Dieser erste, obere Ringmuskel der Larve wird zwar allmählich etwas stärker, erreicht jedoch niemals den hohen Grad der Ausbildung wie der Ringmuskel des Prototrochs (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 15 Fig. 52, 54—63, 67—69; Taf. 16 Fig. 76—78).

Die kleinen Neuromuskelanlagen des ersten, oberen Ringsystems, die ihrer Lage nach den absteigenden Längsnervenstämmen des

dritten bis sechsten Paares (n^3—n^6) entprechen, sind einander durchaus ähnlich, sowohl in Bezug auf ihren Bau als auch hinsichtlich der Menge der aus ihnen hervorgehenden Muskelzellen. Etwas weniger ausgebildet sind die Anlagen an den Nerven des ersten Paares (n^1). Dagegen weisen die Neuromuskelanlagen des dorsalmedianen Nervenpaares (n^7) einige Eigenthümlichkeiten auf, wesshalb wir dieselben etwas genauer betrachten wollen.

Die sogenannten rudimentären Rückenantennen.

Das dorsal-mediane Paar Neuromuskelanlagen des ersten, oberen Ringsystems hat auch KLEINENBERG gesehen. Auf eine gewisse Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den jüngeren Entwicklungsstadien der definitiven Antennen hinweisend, nannte er sie »Rückenantennen«. Da es nun KLEINENBERG, wie er selbst sagt, nicht gelungen ist, auch nur eine Zelle zu finden, die sich von ihnen abgelöst und irgend welche Thätigkeit gezeigt hätte«, so erschienen ihm die in Rede stehenden Gebilde als »in der richtigen Bedeutung des Wortes rudimentäre Anlagen«.

Hiermit bin ich nicht einverstanden, denn ich habe im Gegentheil in den sogenannten Rückenantennen (*da*) einen sehr regen Process der Bildung von Muskelzellen constatiren können, von denen der größte Theil zur Verstärkung des bis zum ersten, oberen Ringsystem hinaufreichenden, dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre (7) aufgebraucht wird (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 44).

In den bezeichneten Anlagen entstehen junge primäre Muskelzellen (*mz*) aus dem Ectoderm rings um ein relativ dünnes Bündel von Sinneszellen (*sz*), die sich durch hellere, ovale Kerne auszeichnen. Dabei treten ihre fest an einander gelegten, peripheren Enden an die Körperoberfläche heran, die hier eine kleine, grubenförmige Einsenkung erkennen lässt, während die fadenförmig ausgezogenen, proximalen Enden in den ersten oberen Ringnerven (rno^1) an der Stelle einzudringen scheinen, von wo aus das siebente Längsnervenpaar nach unten abgeht. Dieses Nervenpaar stellt somit die Verbindung zwischen den sogenannten Rückenantennen und dem Ringnerven des Prototrochs her. Außerdem liegen in der nächsten Nachbarschaft der besagten Gebilde einige von den oben beschriebenen Nervenzellen (*nz*), die allem Anscheine nach den Rückenantennen angehören (Taf. 15 Fig. 70, 71), und somit hätten wir hier ein Paar typischer Neuromuskelanlagen, welche die

drei Hauptcomponenten eines einfachen Reflexapparates, nämlich Sinnes-, Nerven- und Muskelzellen, enthalten. Wie es scheint, haben also diese Anlagen, abgesehen von ihrer Bestimmung, primäre Muskelelemente zu produciren, noch die Bedeutung provisorischer Sinnesorgane der Larve.

Ihrem Bau nach erinnern die »rudimentären Rückenantennen« an die beiden Paare der größeren Neuromuskelanlagen des oberen Prototrochrandes, die ja zu einer gewissen Zeit ebenfalls mit einem Achsenbündel von Sinneszellen versehen sind. Hierin spricht sich nun allerdings eine gewisse Übereinstimmung aller dieser Gebilde mit den Anlagen der bleibenden Antennen aus; dennoch scheint mir diese Ähnlichkeit der letzteren mit den ersteren nicht größer zu sein, als überhaupt mit jener einfachen Form von Sinnesorganen, die wir als Sinnesknospen bezeichnen. Im vorliegenden Falle aber finde ich die Deutung der dorsal-medianen Neuromuskelanlagen des ersten, oberen Ringsystems als rudimentäre Antennenanlagen noch um so weniger zutreffend, als es wohl äußerst schwer sein dürfte, eine Annelidenform anzugeben, welche im ausgebildeten Zustande ihrer Entwicklung nach wirklich dorsale, antennenartige Kopfanhänge aufzuweisen hätte.

Abgesehen von denjenigen Myoblasten, die sich den oberen Endzweigen des dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre anschließen, und einigen Ringmuskelzellen, liefern die eben besprochenen Neuromuskelanlagen wahrscheinlich noch das Material zur Bildung des dorsoventralen Kopfmuskelpaares, das beim erwachsenen *Lopadorhynchus* an der Innenfläche der hinteren Hirnlappen vertikal zwischen der Rücken- und Bauchwand ausgespannt ist. Wenigstens entspricht die Stelle ihrer dorsalen Insertion an der Haut der Lage der sogenannten Rückenantennen vollkommen, die dazu noch, wie auch Kleinenberg beobachtet hat, merkwürdig lange bei der Larve erhalten bleiben.

Das System des zweiten, oberen Nervenringes.

Der folgende, unserer Rechnung nach zweite Ringnerv (*ruo*²) entspricht jenem Nervenringe der oberen Hemisphäre, der nach Kleinenberg von den vier riesigen »Reflexzellen« (*oNzv*, *oNzd*) und ihren, sich unter einander verbindenden Ausläufern hergestellt wird. Dieser Ringnerv verläuft auf gleicher Höhe mit der transversalen Hirncommissur (*Hc*) und bildet in seinem ventralen Abschnitte

einen Theil der letzteren. Von unten her treten an ihn alle paaren Längsnerven (n^1—n^6) mit Ausnahme des siebenten Paares heran, das, wie wir sahen, nach oben bloß bis zum ersten Ringsystem hinaufreicht und da in den sogenannten Rückenantennen endet. Außer den erwähnten vier sehr großen Nervenzellen gehört dem zweiten, oberen Nervenringe noch eine ganze Reihe anderer Nervenzellen an, und wiederum bilden sich in seinem ganzen Umkreise an verschiedenen Stellen primäre Muskelzellen aus dem Ectoderm. Endlich befinden sich im Bereiche dieses Systems noch die Anlagen der vorderen, bleibenden Antennen (*aa*), sowie das auf der rechten Seite gelegene Scheitelwimperorgan der Larve (*So*) und, diesem entsprechend, eine besondere Neuromuskelanlage (*so*) links von der ventralen Mittellinie (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40—44).

Das Scheitelwimperorgan der Larve.

Wie Kleinenberg ganz richtig bemerkt, ist im Gegensatze zu den meisten übrigen Annelidenlarven bei *Lopadorhynchus* das Scheitelwimperorgan eine bedeutende Strecke weit vom oberen Pol der Trochophora nach unten, auf die Bauchseite hin, verschoben. Dabei befindet sich hier dieses Organ nicht auf der Mittellinie, wie das gewöhnlich der Fall ist, sondern etwas mehr rechts. In Folge dessen glaubte Kleinenberg, dass eine solche asymmetrische Lage möglicher Weise auf eine ursprüngliche Paarigkeit des Scheitelwimperorgans hindeute. Zu Gunsten dieser Vermuthung spreche auch der Umstand, dass auf der linken Seite an der Stelle, wo früher das verschwundene, linke Wimperorgan gewesen sein mag, sich bei der *Lopadorhynchus*-Larve eine Gruppe von drei bis vier großen Zellen befindet, welche schon bald degeneriren und dann den in der Rückbildung begriffenen Elementen des rechten Scheitelwimperorgans sehr ähnlich seien. Dem widerspreche nun allerdings, so meinte Kleinenberg, die stets mediane Lage des in Rede stehenden Gebildes bei anderen Anneliden.

Nach der Darstellung von Kleinenberg ist das Scheitelwimperorgan eines der am frühesten auftretenden Larvenorgane und zeichnet sich durch ein Büschel langer, unbeweglicher Cilien aus, die sich pinselförmig zusammenlegen und am oberen Ende hakenförmig nach vorn und unten vorgebeugt sind. Sie erheben sich im Centrum einer Grube, welche an ihrem ganzen Umkreise mit kurzen Flimmerhaaren versehen sei. Das ganze Gebilde liege an derjenigen

Stelle der Körperoberfläche, wo sich in der Tiefe nachher das Gehirn anlege, und bestehe aus fünf großen, längsstreifigen, mit großem, rundem Kerne ausgestatteten Wimperzellen, die eine nach außen etwas vorspringende Platte herstellen und drei Sinneszellen umgeben. Den letzteren, die eine keilförmige Gestalt und einen kleinen, rundlichen Zellkern haben, sitzt je ein Bündel jener langen, starren Cilien auf. In der Umgebung dieses percipirenden Theils des Scheitelwimperorgans beobachtete KLEINENBERG eine gewisse Anzahl von Nervenzellen. So sollen an dessen oberer Seite einige »automatische« Elemente auftreten, welche sich der schon früher hier vorhandenen, aus vier oder fünf solcher Zellen bestehenden, medianen Gruppe anschließen. Später kämen noch ein Paar seitliche Gruppen birnförmiger Nervenzellen hinzu, deren Fortsätze unterhalb des Scheitelwimperorgans gegen einander gerichtet seien und sich hier mit den Sinneszellen des Organs in Verbindung setzen sollen. Rechts und links erscheinen dann endlich noch einzelne »automatische« Zellen.

Den centralen Theil (*So*) des Scheitelwimperorgans habe ich im Allgemeinen so gebaut gefunden, wie ihn KLEINENBERG beschrieben hat. Er stellt einen im Ectoderm gelegenen, annähernd eiförmigen Körper vor, dessen stumpfes Ende nach unten gerichtet ist, die obere Spitze aber gleichsam abgeschnitten erscheint und hier mit einer trichterförmigen Einsenkung, der eigentlichen Wimpergrube, versehen ist. Dabei wäre hervorzuheben, dass die Achse dieses centralen, percipirenden Abschnittes in besonderer Weise gegen die Körperoberfläche geneigt ist: oben in der Nähe der Medianlinie beginnend, geht dieselbe schräg nach unten und nach innen und weicht zugleich ein wenig nach rechts ab (Taf. 14 Fig. 40). Daher ist es außerordentlich schwierig, solche Schnitte von der Larve zu erhalten, auf denen die gegenseitigen Beziehungen der Wimper- und Sinneszellen sofort deutlich erkennbar wären.

Die fünf großen Wimperzellen (*Wz*) des centralen Abschnitts bilden die Hauptmasse des eiförmigen Körpers und sind in der Weise angeordnet, wie es KLEINENBERG darstellt. Drei von ihnen liegen im Halbkreise oben dicht bei einander und stellen die obere, hintere, resp. innere Wand des Gebildes her, während die beiden übrigen symmetrisch zu beiden Seiten gelegen sind und sich den vorhergehenden Zellen von unten und vorn, resp. von außen anschließen. Alle fünf Wimperzellen sind mit ihren etwas verjüngten, distalen Enden derart unter einander verkittet, dass sie die trichter-

förmige Grube vollkommen auskleiden: in der Tiefe aber berühren sie sich bloß mit ihren Seitentheilen, und außerdem bleibt noch zwischen den beiden untersten Zellen ein Zwischenraum frei. Auf diese Weise entsteht im Inneren des eiförmigen Körpers ein axialer, conischer Spaltraum, welcher vorn von den Wimperzellen gar nicht bedeckt ist und sich nach unten zu etwas erweitert: ihn nehmen die Sinneszellen ein (Taf. 15 Fig. 73—75; Taf. 16 Fig. 76—78, 82).

In ihren Dimensionen stehen die Wimperzellen des Scheitelorgans den mittleren Zellen des präoralen Wimperkranzes nur wenig nach und beurkunden überhaupt eine große Ähnlichkeit mit ihnen, sowohl in der Form als auch in Bezug auf den histologischen Charakter. Es sind große, epitheliale Elemente mit breitem Basaltheil, wo sich im dunklen, körnigen Protoplasma ein sehr großer, runder oder nur leicht ovaler Vollkern befindet, der mit einem großen, dunklen Nucleolus und nur wenigen, relativ hellen und kleinen Chromatinkörnchen ausgestattet ist. Distal sind die Zellen etwas weniger breit und zeigen die charakteristische Längsstreifung des Protoplasmas; hier sieht man an Schnitten einen scharf contourirten Saum, der sich aus den glänzenden Fußstücken der Wimpercilien zusammensetzt. Die Flimmerhaare sind ziemlich lang, so dass sie aus der Wimpergrube nach außen vorragen; dabei befinden sich dieselben nicht nur am Rande, sondern auch im Centrum dieser Einsenkung.

Die Lage der Sinneszellen (*s.*) innerhalb des percipirenden Abschnittes ist durch die vorhergehende Beschreibung der Wimperzellen, welche den ersteren gegenüber die Rolle von Stützelementen spielen, bereits genügend gekennzeichnet. Es sei nur noch hinzugefügt, dass die keilförmigen Sinneszellen, deren gewöhnlich drei vorhanden sind, sich gegenseitig bloß mit ihren proximalen Theilen berühren (Taf. 15 Fig. 74), während die dünnen, peripheren Enden ein wenig aus einander weichen und einzeln die Körperoberfläche erreichen, indem sie sich zwischen den großen Wimperzellen bis zum Boden der trichterförmigen Grube vordrängen. Hier erhebt sich auf einer jeden Sinneszelle ein besonderes Bündel langer Sinneshärchen, die also nur mit ihren freien Enden zu einem pinselförmigen Büschel zusammentreten. Ihre basalen Theile bleiben manchmal bei der Conservirung erhalten und sind dann auch auf Schnitten zu erkennen (Taf. 15 Fig. 75).

Was die Gestalt der percipirenden Elemente des Scheitelwimperorgans anbelangt, so haben dieselben einen dünnen, nur im Basal-

theile etwas verdickten, hellen Zellkörper und einen mittelgroßen, runden, körnerreichen Kern mit centralem Kernkörperchen, so dass sie quer durchschnitten an gewisse Nervenzellen der Larve erinnern. Ob die Sinneszellen an ihren inneren Enden mit einem Nervenfortsatze versehen sind, habe ich nicht ermitteln können, obgleich ich das im Hinblick auf das Verhalten der entsprechenden Elemente aller übrigen Sinnesorgane der *Lopadorhynchus*-Larve für sehr wahrscheinlich halte. Übrigens weist hierauf bis zu einem gewissen Grade auch die Art und Weise, wie das Organ innervirt ist, hin.

Aus dem unteren Ende des eiförmigen Körpers tritt nämlich in der Mitte, also dort, wo sich die Sinneszellen befinden, ein dünnes Bündel von Nervenfasern aus, welches sich sofort nach oben wendet, um sich an den hier vorbeiziehenden rechten Längsnerven des ersten Paares (*n*¹ anzulehnen und dann zusammen mit diesem in die transversale Hirncommissur (*Hc*) einzudringen. Im Inneren des Gehirns angelangt, schließt sich der bezeichnete Nerv derjenigen Fasergruppe an, die in der Tiefe des Ectoderms unmittelbar über dem percipirenden Centraltheile des Scheitelwimperorgans verläuft und sich nach beiden Seiten hin in den zweiten, oberen Ringnerven fortsetzt (Taf. 16 Fig. 79). Auf diese Weise steht das Scheitelwimperorgan vermittels des ersten, rechten Längsnerven der Bauchseite nicht bloß mit dem provisorischen, larvalen Nervensystem, speciell mit dem Prototrochnerven und den beiden ersten, oberen Ringnerven, sondern auch mit dem in der Entwicklung befindlichen, bleibenden Gehirn in Verbindung (Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 76).

Nach oben, sowie nach beiden Seiten hin setzt sich die Bewimperung des Organs eine Strecke weit über die trichterförmige Grube hinaus in Gestalt eines Wimperfeldes (*wf*) fort, welches sich ein wenig über die allgemeine Körperoberfläche erhebt. Das Protoplasma zeigt in den nicht scharf gegen einander abgegrenzten Epithelzellen dieses Wimperfeldes gleichfalls eine Längsstreifung, und die Kerne haben ungefähr denselben Charakter wie im vorhergehenden Falle, nur sind sie etwas kleiner; ferner sind die Flimmerhaare hier bedeutend kürzer, als in der Wimpergrube (Taf. 13 Fig. 32, 33; Taf. 15 Fig. 73, 75; Taf. 16 Fig. 77—79).

Rings um den centralen Abschnitt des Scheitelwimperorgans entstehen Muskelzellen (*mz*) aus dem Ectoderm, von denen sich die Mehrzahl dem oberflächlich gelegenen Wurzelbündel des unpaaren Bauchmuskels der oberen Hemisphäre (*1*) anschließt (Taf. 13

Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 73—75; Taf. 16 Fig. 76—78). In jüngeren Stadien scheint nun aber auch im Achsentheil des Organs selbst, in nächster Nähe der Sinneszellen, eine Bildung von Myoblasten stattzufinden (Taf. 16 Fig. 82). Die Folge davon ist die, dass die Endfasern des oberflächlichen Wurzelstranges des ventralen Muskels sich zwischen den Zellen des percipirenden Abschnittes bis zum Boden der Wimpergrube, d. h. also bis zur äußeren Oberfläche des Körpers, fortsetzen. Dank einer derartigen Insertionsweise eines Theils seiner Wurzelfasern erhält der obere, unpaare Bauchmuskel die Bedeutung eines Retractors des Scheitelwimperorgans.

Nach außen von den sich bildenden, jungen Muskelelementen finden wir rechts und links eine Anzahl von Nervenzellen, die auf beiden Seiten vom Centralapparate einen verschiedenen Charakter aufweisen, worin wiederum die Asymmetrie des ganzen Gebildes deutlich zu Tage tritt.

Links befinden sich zwei große, birnförmige Nervenzellen (*nz*), deren Fortsätze, der Basis vom Achsentheil des Scheitelwimperorgans im Bogen ausweichend, in die quere Hirnfasermasse (*Hc*) eindringen. Ihren Dimensionen und ihrem Habitus nach sind diese beiden Zellen den entsprechenden, unipolaren Nervenzellen der Geruchsorgan- und Antennenanlagen durchaus ähnlich (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 81).

Auf der rechten Seite bietet sich uns ein ganz anderes Bild dar: hier treffen wir nämlich eine dem Scheitelwimperorgan angehörige Ganglienanlage (*gSo*) an, welche dem Centralapparat des Gebildes etwas von oben her aufliegt und eine recht ansehnliche Menge kleiner Nervenzellen producirt (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 76, 82). Diese Elemente sammeln sich hauptsächlich an der Stelle an, wo der rechte Längsnerv des ersten Paares (n^1) in die Hirncommissur (*Hc*) eintritt, und bilden hier einen Theil des rechten, vorderen resp. ventralen Ganglienzellenbelags des Gehirns (Taf. 16 Fig. 79).

Die Nervenzellen der Ganglienanlage sind im Allgemeinen recht klein, durch unbestimmte Umrisse ihres unbedeutenden Plasmakörpers ausgezeichnet und enthalten einen kleinen, dunkelkörnigen, gewöhnlich runden Kern. Es sind das Elemente, wie wir sie auch im Gehirn des erwachsenen *Lopadorhynchus* in großer Menge vorfinden. Daneben sind aber auch noch einige etwas größere, deutlich unipolare Zellen vorhanden, deren runder Zellkörper scharf contourirt erscheint, und deren gleichfalls runder Kern die oben beschriebene

concentrische Anordnung der Chromatinkörner um den central gelegenen Nucleolus herum erkennen lässt (Taf. 15 Fig. 75).

Dem Scheitelwimperorgan gehören, wie es mir scheint, noch zwei große, multipolare Nervenzellen (*Nx*) an, welche rechts von der Ganglienanlage dicht an der Stelle gelegen sind, wo der zweite, obere Ringnerv (*rno*^{2}) die Hirncommissur (*Hc*) verlässt (Taf. 15 Fig. 59, 75). Der Zellkörper dieser Elemente ist recht groß, aus feingranulirtem Plasma bestehend und im Ganzen spindelförmig. Medianwärts gehen von demselben einige dünne Fortsätze, wahrscheinlich Dendrite, aus, die sich in der Ganglienanlage des Scheitelwimperorgans verlieren, während in entgegengesetzter Richtung nur ein einziger, stärkerer Fortsatz, vermuthlich der Achsencylinderfortsatz, von den beiden Nervenzellen ausgesandt wird und in den bezeichneten Ringnerv eindringt. Der Zellkern ist hier besonders charakteristisch. Er ist groß, oval-bläschenförmig und färbt sich im Allgemeinen sehr schwach. Die meist blassen Chromatinkörner sind gewöhnlich der Kernmembran dicht angepresst, und, wenn deren nicht viele vorhanden sind, so ist das farblose Lininfasergerüst, welches diese Körner mit dem centralen Nucleolus verbindet, sehr deutlich wahrnehmbar. Beide beschriebenen Nervenzellen bleiben sehr lange erhalten und sind selbst noch während der Larvenmetamorphose zu erkennen; dort fallen sie inmitten der dunklen kleinzelligen Ganglienmasse des bereits fast ausgebildeten Gehirns durch das besondere Aussehen ihres großen Kernes, der inzwischen noch viel heller geworden ist, sofort in die Augen.

Die obere Gruppe von »automatischen« Nervenzellen, welche Kleinenberg erwähnte, liegt meiner Beobachtung nach höher polaufwärts, vom Scheitelwimperorgan etwas abgerückt, und gehört nicht diesem Organe an, sondern, wie wir sehen werden, einer besonderen Neuromuskelanlage des nächstfolgenden Ringsystems, von dessen Vorhandensein Kleinenberg keine Kenntnis hatte.

Das rudimentäre Scheitelwimperorgan der linken Seite.

Wenden wir uns nun zum linken Ectodermbezirk der Bauchseite, welcher seiner Lage nach dem eben beschriebenen Scheitelwimperorgan der rechten Seite entspricht (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40). Hier finden wir eine Neuromuskelanlage (*so*), die außer den gewöhnlichen Bestandtheilen noch mit Wimperzellen und einer der Hirncommissur (*Hc*) anliegenden Ganglienanlage ausgestattet

ist. Ferner geht an der Basis dieses Gebildes der linke Längsnerv des ersten Paares (n^1) vorbei, der sich dann gleich darauf in die untere Partie der transversalen Hirnfasermasse begiebt, die den ventralen Abschnitt des zweiten, oberen Ringnerven vorstellt.

Der Achsentheil der in Rede stehenden Neuromuskelanlage (*so*) befindet sich in der Mitte eines kleinen Wimperfeldes von genau demselben Baue, wie der entsprechende Theil des rechten Organs, in den es sich übrigens manchmal ununterbrochen fortsetzt. Es besteht nämlich aus zwei oder drei längsgestreiften Epithelzellen, die einen mittelgroßen, runden Kern enthalten und mit kurzen Flimmerhaaren versehen sind (*wf*, Taf. 15 Fig. 75; *wz*, Taf. 16 Fig. 80). Im Centrum des Wimperfeldes ist ein kleines, flaches Grübchen bemerkbar, an welches innen einige typische, spindelförmige Sinneszellen (*sz*) mit ihren peripheren, zu einem dünnen Bündel vereinten Enden herantreten, während die fadenförmig ausgezogenen, proximalen Fortsätze derselben in entgegengesetzter Richtung in die Hirncommissur (*Hc*) eindringen. Neben diesem Achsenbündel von Sinneszellen befindet sich eine Anzahl junger Muskelzellen (*mz*), die nach ihrem Austritt aus dem Ectoderm sich theils den äußeren Wurzelzweigen des unpaaren Bauchmuskels beigesellen, theils aber Ringfaserzellen den Ursprung geben.

Abgesehen von seiner Lage erweist sich das Gebilde auch in Bezug auf die Anordnung der ihm angehörigen, nervösen Elemente asymmetrisch, die hier denselben Charakter haben wie im rechten Scheitelwimperorgan, aber in umgekehrter Folge placirt sind. Rechts vom Achsenbündel, also näher zur Mittellinie des Körpers, finden wir hier zunächst wiederum zwei unipolare, birnförmige Nervenzellen (*nz*), die jedoch bedeutend kleiner als im vorhergehenden Falle sind, und links die bereits erwähnte Ganglienanlage (*gso*), bestehend aus kleinen Nervenzellen, die einen Theil des linken, ventralen Ganglienzellenbelags des Gehirns herstellen. Auch sind zwischen ihnen wieder einige etwas größere, unipolare Zellen zu bemerken. Noch mehr lateralwärts endlich liegen, wie auf der rechten Seite des Körpers, zwei große, multipolare Nervenzellen hart am Austritt des zweiten, oberen Ringnerven (rno^2) aus der Querfasermasse des Gehirns, die sich ebenfalls sehr lange Zeit erhalten. (Auf den abgebildeten Schnitten sind sie nicht zu sehen.) Das betrachtete Organ wird durch den linken ersten Längsnerven (n^1) mit den übrigen Theilen des Nervensystems der Larve in Verbindung gesetzt.

Wie man sieht, sind hier alle hauptsächlichsten Componenten des vollkommen ausgebildeten, rechten Scheitelwimperorgans wiederzufinden, obgleich einige von ihnen ihrer Anzahl, Form und Entwicklung nach gewisse Unterschiede aufweisen. Unausgebildet erscheint eigentlich bloß der centrale, percipirende Abschnitt, so dass das Organ der linken Seite bezüglich seines Achsentheils gewissermaßen eine Übergangsstufe zwischen den mit einem axialen Bündel von Sinneszellen versehenen, einfacheren Neuromuskelanlagen und dem vollkommen ausgebildeten Scheitelwimperorgan vorstellt.

Aus dem Mitgetheilten glaube ich den Schluss ziehen zu können, dass die *Lopadorhynchus*-Larve thatsächlich ein rudimentäres, linkes Scheitelwimperorgan besitzt, das dem typisch entwickelten Organ der rechten Seite homolog ist. Es wird dasselbe in Folge seines abgeänderten Baues wahrscheinlich auch eine etwas andere physiologische Bedeutung als larvales Sinnesorgan haben; zu gleicher Zeit erscheint aber dieses Gebilde, wie auch die meisten in Entwicklung begriffenen, provisorischen und definitiven Sinnesorgane, als eine echte Neuromuskelanlage.

Der von Kleinenberg ausgesprochene Gedanke, dass das Scheitelwimperorgan ursprünglich ein paares Gebilde gewesen sein dürfte, erweist sich somit als weit mehr berechtigt, als er selbst vermuthete. Obgleich Kleinenberg das rudimentäre Organ der linken Seite nicht erkannt hatte, so scheint er doch einige zu demselben gehörige Elemente beobachtet und irrthümlicher Weise für Bestandtheile des rechten Scheitelwimperorgans gehalten zu haben. Was nun aber die großen Zellen anbelangt, die Kleinenberg als Rudiment eines verschwundenen, linken Scheitelwimperorgans zu deuten geneigt war, so gehören dieselben einer ganz anderen Art von Gebilden an. Dieselben haben sich als untere Ausläufer eines mehr polaufwärts gelegenen Larvenorgans, des sogenannten Kopfschildes nämlich, erwiesen, wie weiter unten, bei Besprechung des letzteren, gezeigt werden soll (*ks*, Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 80, 81).

Die Anlagen der vorderen Antennen.

Dem zweiten oberen Ringnerven (*rno*^{2}) oben anliegend, schließen sich die Anlagen der vorderen Antennen (*aa*) der ventralen, hufeisenförmigen Nervenfaserbahn ungefähr an der Stelle an, wo die transversale Hirncommissur (*Hc*) in die absteigenden Hirnconnective (n^2) übergeht (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 41).

Nach KLEINENBERG's Darstellung gehen diese Anlagen aus einem Paar durchaus selbständiger Ectodermverdickungen hervor, welche in einiger Entfernung vor oder oberhalb von den sogenannten Sinnesplatten des Kopfes auftreten. Es sind das anfangs, eben so wie die Anlagen der hinteren Antennen, zwei knospenförmige Zellgruppen, an denen in der tieferen Ectodermschicht eine rege Produktion von Nervenzellen für das Gehirn stattfinde. Eben diese vorderen Antennenanlagen hielt KLEINENBERG für den Hauptbildungsherd derjenigen nervösen Elemente, aus denen sich nachher die hinteren Hirnlappen zusammensetzen, woher die Anlagen der hinteren Antennen und der Geruchsorgane, wie er meinte, nur eine relativ geringe Anzahl von Nervenzellen für die bezeichneten Hirnabschnitte liefern sollen.

Diese Ansicht meines Vorgängers beruht auf einem Beobachtungsfehler. Derselbe ist jedenfalls auf die Schwierigkeit zurückzuführen, welche die Anlagen der vorderen Antennen in Folge ihrer besonderen Lagebeziehungen der Untersuchung bieten. Die Achse des knospenförmigen, percipirenden Abschnittes dieser Anlagen, welche, wie auch die entsprechenden Theile aller übrigen Gebilde dieser Kategorie, senkrecht auf der ventralen, hufeisenförmigen Nervenbahn steht, trifft nämlich die letztere gerade an dem bogenförmig gekrümmten Übergange der horizontalen Hirncommissur in die vertikal verlaufenden Connective und fällt somit weder mit der Ebene gewöhnlicher Querschnitte, noch mit derjenigen einer regelrechten Sagittalschnittserie zusammen. Daher können uns solche Präparate keine richtige Vorstellung von den wahren Beziehungen der verschiedenen Bestandtheile der vorderen Antennenanlagen geben. Geeigneter sind in dieser Beziehung Frontalschnitte, jedoch nur solche, die nicht ganz vertikal geführt sind, sondern oben eine leichte Neigung nach vorn, gegen die Bauchfläche der Larve haben, da auch die Elemente des Achsentheils der Anlage in eine derartig schiefe Ebene zu liegen kommen.

Zu einem genauen Studium des Baues der vorderen Antennenanlagen ist eine Serie dorsoventraler Längsschnitte unentbehrlich, welche die Sagittalebene der Trochophora in einem Winkel von ungefähr 30° treffen. Dann erhält man entsprechende Bilder von diesen Anlagen (Taf. 16 Fig. 82), wie sie die hinteren Antennen uns an Querschnitten durch die Larve zeigen, und kann sich hier von der vollkommenen Übereinstimmung der Structur der beiden mit einander verglichenen Gebilde überzeugen.

In den Anlagen der vorderen Antennen finden wir wieder

denselben Achsentheil (*aa*), bestehend aus den gleichen, spindelförmigen Sinneszellen und einem kleinen, peripheren Ganglion an der Hirncommissur (*Hc*), sowie in der Umgebung desselben in Entwicklung begriffene, primäre Muskelzellen (*mz*). Ein Theil der letzteren schließt sich dem vorderen Längsmuskelpaare (2) der Larve an, während ein anderer Theil später die speciellen Antennenmuskeln herstellt. Auch eine Ganglienanlage (*gaa*) ist hier vorhanden, deren centrales Nervenfaserbündel an der Stelle in den zweiten, oberen Ringnerven (*rno*^{2}) eintritt, wo dieser die Hirncommissur verlässt. Nur die Stützzellen des percipirenden Achsentheils habe ich in diesem Falle nicht deutlich unterscheiden können.

Hat man sich einmal über das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Theile der vorderen Antennenanlagen orientirt, so ist es nicht besonders schwierig, dieselben auch an gewöhnlichen Sagittalschnitten (Taf. 16 Fig. 76), sowie an Querschnitten, welche die Längsachse der Larve etwas schräg getroffen haben, wieder zu erkennen. Auf einem solchen Querschnitte (Taf. 15 Fig. 75) treten die beiden großen, birnförmigen Nervenzellen (*nz*) in ihrer charakteristischen Lage an der Bauchseite des Achsentheils (*aa*) schön hervor; auch sehen wir hier, dass die Anlagen der vorderen Antennen lateral von demjenigen Ectodermabschnitt der Bauchfläche gelegen sind, in welchem sich rechts von der Mittellinie das ausgebildete, links das rudimentäre Scheitelwimperorgan befindet.

Frontalschnitte mit der oben erwähnten, leichten Neigung nach vorn (Taf. 14 Fig. 41; Taf. 15 Fig. 59) zeigen uns in sehr anschaulicher Weise die Lagebeziehung der Ganglienanlage (*gaa*) zum Achsentheil (*aa*), welche hier im Vergleich zu den hinteren Antennen die umgekehrte ist. Während nämlich bei den letzteren die Ganglienanlage (*gap*) über der Sinnesknospe (*ap*) gelegen ist, befindet sich dieselbe in den Anlagen der vorderen Antennen nach unten vom percipirenden Abschnitt, was aus einem verschiedenen Verhalten zu den entsprechenden Ringnerven (*rno*^{1}, *rno*^{2}) resultirt, die einander genähert im freien Zwischenraum zwischen den einander zugewandten Ganglienanlagen der vorderen und hinteren Antennen der centralen Hirnfasermasse zustreben. In dem von uns betrachteten Larvenstadium stellen also die den vorderen Antennen zukommenden Ganglienanlagen ein Paar durchaus selbständiger, scharf umschriebener Gebilde vor, die zu dieser Zeit mit den entsprechenden Theilen der Sinnesorgananlagen des vorhergehenden Ringsystems absolut nichts zu thun haben.

Der zweite, obere Ringnerv, seine Nervenzellen und kleineren Neuromuskelanlagen.

Wie gesagt, ist der ventrale Abschnitt dieses Ringnerven in der Querfasermasse des Gehirns (*Hc*) enthalten und bildet hier eine deutlich abgegrenzte Gruppe transversaler Nervenfasern. Die letztere ist in der Mittellinie besonders gut zu erkennen, indem an dieser Stelle der zweite, mittlere Wurzelstrang des unpaaren Bauchmuskels (1) die Hirncommissur durchsetzt und gerade jene Fasergruppe von der ganzen übrigen, tiefer und höher gelegenen Masse der Hirnfasern abtheilt (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 76—81).

Dem ventralen Abschnitte des betrachteten Ringnerven schließen sich die bereits beschriebenen Sinnesorgane des Systems an, sowie die zwei Paar großen, multipolaren Nervenzellen mit den eigenthümlichen Kernen.

Weiter lateralwärts, zu beiden Seiten von den Ganglienanlagen der vorderen Antennen, wird der zweite, obere Ringnerv frei und hat dann das Aussehen und den Bau der übrigen Larvennerven. Ganz im Ectoderm, an dessen innerer Grenze gelegen, stellt er eine gut umschriebene, ringförmige Faserbahn vor, die am Rücken, wo der Nerv etwas dünner wird, vollkommen geschlossen ist (Taf. 13 Fig. 33). Ich will hier besonders darauf aufmerksam machen, dass wir es im vorliegenden Falle mit einem wirklichen Nerven und nicht bloß mit einer kreisförmigen Verflechtung der horizontalen Fortsätze der vier riesigen, diesem Systeme angehörenden »Reflexzellen«, wie das Kleinenberg glaubte, zu thun haben.

Die von Kleinenberg entdeckten vier riesigen, multipolaren Nervenzellen sind eine Eigenthümlichkeit des zweiten, oberen Ringsystems. Sie sind vollkommen symmetrisch angeordnet, indem das eine Paar von ihnen (*oNxv*) in der ventralen Körperhälfte an den Meridianen des dritten Längsnervenpaares (n^3), das andere (*oNxd*) in der Rückenhälfte an den absteigenden Nerven des fünften Paares (n^5) sich befindet (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 42, 44).

Dem Ringnerven von oben anliegend, sind diese Zellen mit ihrem mächtigen, länglich ovalen Plasmakörper theilweise in die Fasermasse desselben eingesenkt (Taf. 16 Fig. 83, 84). Von den entgegengesetzten Enden der Zellen gehen je zwei kräftige Fortsätze aus, die an ihrer Wurzel etwas verdickt sind; indem sie allmählich dünner werden, verlieren sie sich zwischen den übrigen Fasern der Ringbahn. Außer-

dem besitzen die vier »Reflexzellen« noch andere, dünnere, in der Richtung der entsprechenden Längsnerven verlaufende Fortsätze, von denen je einer polaufwärts, der andere aber abwärts gerichtet ist. Die oberen Fortsätze scheinen bis zum folgenden, dem dritten oberen Ringsysteme hinaufzureichen.

Der Kern der in Rede stehenden, multipolaren Nervenzellen ist auch sehr groß und hat eine ovale, bläschenförmige Gestalt. Er enthält sehr wenig Chromatin, das in Form von kleinen, blassen Körnchen sich in der Nähe der Kernmembran befindet, so dass der Kern im Allgemeinen schwach gefärbt erscheint. Dafür ist hier aber stets ein sehr großes, dunkles Kernkörperchen vorhanden.

Den zweiten Ringnerven der oberen Hemisphäre begleitet noch eine recht ansehnliche Anzahl mittelgroßer und kleinerer Nervenzellen (*nz*). Sie gruppiren sich theils um die eben beschriebenen vier riesigen, multipolaren Zellen, theils an denjenigen Stellen, wo von unten her die Längsnervenpaare heraufkommen (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 42—44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 82—84). Da jedoch hier der Durchmesser des Körperumfanges ein geringerer als weiter unten ist, so erscheinen die einzelnen Gruppen von Nervenzellen näher zusammengerückt. Die Mehrzahl dieser Elemente stellt bipolare Zellen vor, die mit gegenständigen, horizontalen Fortsätzen und einem ovalen Kern, ähnlich wie ihn die riesigen, multipolaren Nervenzellen besitzen, versehen sind.

Im Bereiche aller dieser Gruppen von Nervenzellen werden im Ectoderm Muskelzellen (*mz*) gebildet, so dass wir wiederum im ganzen Umkreise eine Reihe dicht bei einander gelegener, kleiner Neuromuskelanlagen vorfinden. Sie sind als unvollständige Gebilde dieser Art zu betrachten, da ihnen die Sinneszellen fehlen.

Die hier entstehenden Myoblasten schließen sich größtentheils den larvalen Längsmuskeln an, welche sich somit auch auf der Höhe des zweiten oberen Ringsystems mit feinen Wurzelfasern am Larvenintegument inseriren. Die übrigen Muskelzellen bilden unter der Haut verlaufende Ringfasern, von denen sich eine gewisse Anzahl zu einem vollständig geschlossenen, zweiten, oberen Ringmuskel (*orm*^{2}), der dem entsprechenden Nervenringe innen anliegt, zusammenfügen.

Das System des dritten, oberen Nervenringes.

Den dritten, obersten Nervenring (*rno*^{3}) kann man als Polring bezeichnen, da er den oberen Pol der Trochophora umgreift. Auf der Bauchseite senkt sich dieser Ringnerv etwas nach unten und bildet seinerseits einen Theil der Hirncommissur (*Hc*). Hier befinden sich an demselben eine besondere, mediane Neuromuskelanlage (*snm*) und die Anlagen eines Paares nicht zu definitiver Ausbildung gelangender Scheitelantennen (*sa*). Dann, mehr seitlich, finden wir ein Paar riesiger, multipolarer Nervenzellen (*sNz*), sowie eine Reihe kleiner Neuromuskelanlagen (Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 41—44).

Die mediane Scheitelneuromuskelanlage.

Am Scheitelpol der *Lopadorhynchus*-Larve beschrieb Kleinenberg eine kleine, auf der Bauchseite gelegene, mediane Gruppe »automatischer« Zellen, der sich jederseits einige birnförmige Nervenzellen anschließen. Dieses Gebilde hat sich meinen Beobachtungen nach als eine besondere, typische Neuromuskelanlage (*snm*) erwiesen (Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 41).

Gerade nach unten vom oberen Pole, also schon auf der Bauchseite der Larve, fand ich ein dünnes Bündel von Sinneszellen (*sz*), dessen peripheren Zellenden ein flaches Grübchen (*snm*) an der äußeren Oberfläche des Ectoderms entspricht. Von hier aus richtet sich das Bündel dieser spindelförmig ausgezogenen Elemente schräg nach unten und einwärts, bis es die Hirncommissur (*Hc*) erreicht, in deren oberen Abschnitt die proximalen Faserfortsätze der Sinneszellen eindringen. Das percipirende Achsenbündel des Gebildes umgeben junge, noch im Ectoderm gelegene Muskelzellen (*mz*), und dann folgen kleine, unipolare Nervenzellen (*nz*) von runder oder leicht birnförmiger Gestalt, die inmitten einer ziemlich unbedeutenden, jedoch scharf contourirten Plasmamasse einen runden Kern enthalten, wie er für diese Zellart charakteristisch ist. Die Mehrzahl dieser Nervenzellen ist nach innen von dem Achsentheil der Anlage, in der tieferen Ectodermschicht angesammelt, so dass hier an der Hirncommissur gewissermaßen ein kleines Ganglion zu Stande kommt (Taf. 16 Fig. 85, 86).

Nach ihrem Austritt aus der Neuromuskelanlage ordnen sich die Myoblasten in zwei Gruppen an. Die vordere Gruppe bildet ein

Faserbündel, welches die Hirncommissur durchsetzt und diese in zwei, dem zweiten und dritten Ringnerven entsprechende Abschnitte sondert. Unterhalb der Hirncommissur weichen dann die Faserfortsätze dieser Muskelzellen in drei verschiedenen Richtungen aus einander. Der mittlere Theil derselben geht nach unten und schließt sich dem unpaaren Bauchmuskel (1) als dessen mittlerer Wurzelstrang an. Die übrigen Fasern richten sich nach rechts und links und bilden einen Theil der Endverzweigungen des ventralen Paares (2) der larvalen Längsmuskeln, welches die absteigenden Hirnconnective begleitet. Diese Verhältnisse treten besonders deutlich auf Frontalschnitten hervor, die, der Richtung des Achsentheils der Neuromuskelanlage entsprechend, oben ein wenig nach vorn geneigt sind (Taf. 16 Fig. 86).

Die hintere Gruppe der Muskelelemente nimmt einen bedeutenderen Bezirk an der hinteren, resp. inneren Oberfläche der Hirncommissur ein. Die einzelnen Zellen schließen sich auch hier den drei bezeichneten Längsmuskeln der Bauchseite an, wobei jedoch der mittlere Theil derselben einen besonderen, nämlich den dritten, innersten Wurzelstrang des unpaaren Bauchmuskels (1) herstellt.

Functionell wird die unpaare Neuromuskelanlage der Scheitelregion die Bedeutung eines besonderen, larvalen Sinnesorgans haben. Morphologisch aber dürfte dieselbe als rudimentäre Anlage einer medianen Antenne aufzufassen sein, also als Homologon jenes unpaaren Stirnfühlers, wie wir ihn am Kopflappen bei verschiedenen Anneliden antreffen.

Die rudimentären Anlagen der paaren Scheitelantennen.

Zu beiden Seiten der medianen Neuromuskelanlage befindet sich in einigem Abstande nach rechts und links von der letzteren ein Paar knospenförmiger Anlagen, welche Kleinenberg Scheitelantennen genannt hat. In die definitive Organisation von *Lopadorhynchus* gehen sie nicht über und sind daher von ihm ganz richtig als rudimentäre Organe gedeutet worden, die bloß eine provisorische Rolle bei der Bildung von Nervenzellen spielen, aus denen sich die vorderen Hirnganglien zusammensetzen. Da diese Gebilde ihrem Baue nach den Anlagen der beiden bleibenden Kopffühlerpaare durchaus ähnlich sind, so ist die Bezeichnung derselben als rudimentäre Anlagen eines nicht zur Ausbildung gelangenden Scheitelantennenpaares voll-

kommen zutreffend. Nach KLEINENBERG's Beobachtung soll dieses Anlagenpaar, welches früher als alle übrigen derartigen Gebilde erscheint, anfangs ganz isolirt sein und erst später, wenn sich die centrale Hirnfasermasse entwickelt, mit den übrigen Sinnesorganen des Kopfes in Verbindung treten.

Die rudimentären Scheitelantennen (*sa*) schließen sich der Hirncommissur (*Hc*) von oben her an der Stelle an, wo die Seitentheile des polaren Ringnerven (*rno*^{3}) aus der Gehirnanlage heraustreten. Daher hat ihr Achsentheil eine fast vertikale Richtung (Taf. 14 Fig. 41) und erscheint auf Querschnitten der Larve quer durchschnitten (Taf. 13 Fig. 32). Dabei ist derselbe, ähnlich wie wir das bei der medianen Neuromuskelanlage sahen, oben ein wenig nach vorn geneigt. Die Ganglienanlagen (*gsa*) haben hier dieselben Beziehungen zum percipirenden Achsentheil, wie bei den vorderen, definitiven Antennenanlagen, indem sie seitlich und etwas nach hinten von demselben gelegen sind.

Ventral von den rudimentären Scheitelantennen fand ich wiederum jene großen, birnförmigen Nervenzellen (*nz*); wenn ich nicht irre, waren es auch zwei an jedem Organe (Taf. 16 Fig. 79). Überhaupt sind hier alle für die typischen Antennenanlagen charakteristischen Bestandtheile vorhanden (Taf. 16 Fig. 77—79, 86).

Der aus Sinneszellen und jungen Myoblasten (*mz*) bestehende Achsentheil (*sa*) ist jedoch im vorliegenden Falle weniger stark entwickelt, was sich augenscheinlich auf seine provisorische Bedeutung zurückführen lässt. Er erscheint hier bloß als zeitweilig functionirender Sinnesapparat, der gewissermaßen die Bildung von Nervenzellen und Muskelelementen im umgebenden Ectoderm anregt und danach allmählich verschwindet. Vorher aber macht sich bei älteren Larven eine immer mehr zunehmende Ansammlung von kleinen Nervenzellen an der Basis des Achsentheils bemerkbar, welche an der Hirncommissur, ähnlich wie bei den übrigen Antennenanlagen, ein peripheres Ganglion bildet. In dieses Gebilde gehen wahrscheinlich nach und nach alle Sinneszellen des percipirenden Abschnittes der rudimentären Scheitelantennen über, indem sie ihre peripheren Zellfortsätze von der äußeren Oberfläche zurückziehen und sich auf diese Weise in echte Nervenzellen verwandeln.

Von hervorragender Bedeutung sind hier die Ganglienanlagen (*gsa*), indem sie das Zellmaterial zum Aufbau der vorderen Hirnlappen produciren. Aus ihnen geht nämlich eine recht ansehnliche Menge kleiner Nervenzellen hervor, welche als compacte Massen

die Hirncommissur von vorn, resp. von außen, und an der hinteren, resp. inneren Oberfläche bekleiden (Taf. 16 Fig. 77—81, 86).

Die in den rudimentären Anlagen der Scheitelantennen entstehenden Muskelzellen schlagen hauptsächlich eine seitliche Richtung ein, doch wenden sich einige von ihnen auch medianwärts nach unten, so dass sie sich den oberen Endzweigen der drei Längsmuskeln der Bauchseite (1, 2) anschließen.

Der polare Ringnerv, seine Nervenzellen und kleineren Neuromuskelanlagen.

Vom ventralen Abschnitt des dritten, oberen Ringnerven (*rno*^{3}) ist schon mehrfach die Rede gewesen; er bildet den hinteren, oberen Theil der transversalen Hirnfasermasse (*Hc*), mit welchem die drei beschriebenen, rudimentären Antennenanlagen dieses Systems (*snm*, *sa*) in Verbindung stehen.

Aus der Hirncommissur tritt der Ringnerv an der Hinterseite der Ganglienanlagen der paarigen, rudimentären Scheitelantennen heraus und stellt in seinem freien Abschnitte einen dünnen Faserreifen vor, dessen Durchmesser in Folge der Nähe mit dem oberen Pole der Larve bedeutend geringer ist als bei den beiden vorhergehenden Ringnerven (Taf. 13 Fig. 32). Von den letzteren unterscheidet sich der polare Ringnerv ferner dadurch, dass seine Fasern nicht besonders dicht zusammengefügt sind, wesshalb denn auch seine Umrisse weniger scharf hervortreten.

Am freien Abschnitte des polaren Ringnerven sind es die zwei riesigen multipolaren Nervenzellen (*sNz*), welche vor allen übrigen Elementen unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Sie liegen symmetrisch an beiden Seiten des Körpers, etwas näher zur Bauchfläche (Taf. 13 Fig. 32).

Nach Kleinenberg sollen sich diese beiden Zellen, wie es ihm schien, vermittels ihrer unteren Fortsätze, welche sich gabelförmig verzweigen, mit den weiter abwärts gelegenen, vier großen »Reflexzellen« verbinden, während sie polaufwärts kurze, stark verästelte Fortsätze aussenden, die hier ein dichtes, zartes Nervennetz bilden.

Das gegenseitige Verhalten der multipolaren Zellen des Scheitelpolringes hat Kleinenberg im Allgemeinen richtig beschrieben; dagegen scheinen diese Elemente zu den riesigen Nervenzellen des zweiten, oberen Ringsystems in keiner directen Beziehung zu stehen. Ihrem Habitus nach an die letzteren erinnernd, besitzen sie eben-

falls zunächst je zwei in entgegengesetzter Richtung vom Zellkörper ausgehende, horizontale Fortsätze, die sich zwischen den Fasern des Ringnerven verlieren. Außerdem haben sie mehrere stark verzweigte, obere Fortsätze, wahrscheinlich Dendrite, die einander zustreben und am Pole das von KLEINENBERG beobachtete Geflecht herstellen. Sehr schön lässt sich das gegenseitige Verhalten der in Rede stehenden Nervenzellen auf Querschnitten von jüngeren Larven erkennen, wo dieselben näher zum Scheitelpole liegen, und wo daher auch die Entfernung zwischen ihnen noch geringer ist (Taf. 16 Fig. 87). Nach unten endlich sendet eine jede dieser Zellen nur einen einzigen, ziemlich dünnen Fortsatz gegen den zweiten, oberen Ringnerven hin aus, dessen Richtung mit dem Meridian des vierten Längsnervenpaares (n^4) der oberen Hemisphäre zusammenfällt (Taf. 14 Fig. 43). Gabeläste, wie sie KLEINENBERG erwähnt, habe ich hier nicht gefunden. Wenn daher wirklich eine directe Beziehung zwischen den unteren Fortsätzen der Polnervenzellen und den vier riesigen, multipolaren Zellen des zweiten Ringsystems bestehen sollte, so könnte eine solche bloß durch Vermittlung des zweiten Ringnerven zu Stande kommen. Jedenfalls ist die Möglichkeit vorhanden, dass die absteigenden Fortsätze der beiden oberen Zellen, die wahrscheinlich Neurite vorstellen, sich auf der Höhe des zweiten, oberen Ringnerven T-förmig theilen oder wenigstens Collateralen abgeben, welche längs dieser Ringfaserbahn die vier riesigen Nervenzellen derselben erreichen könnten.

Die übrigen, meist bipolaren, kleineren Nervenzellen des Polringsystems liegen dem freien Theile des obersten Ringnerven von oben, von außen und von unten an; sie befinden sich recht nahe bei einander, und zwischen ihnen entstehen aus dem Ectoderm primäre Muskelzellen. Zusammengenommen stellen diese beiden Zellarten dicht gedrängte kleine Neuromuskelanlagen vor (Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 42—44; Taf. 15 Fig. 52).

Die im Bereiche des Polarringes sich entwickelnden Muskelzellen schließen sich den terminalen Wurzelzweigen der verschiedenen larvalen Längsmuskelpaare an, und außerdem bildet ein Theil derselben am oberen Pole ein buntes Gewirr subdermaler Muskelfasern, wovon einige wohl einen ringförmigen Verlauf haben; ein concreter Ringmuskel, wie ihn die weiter nach unten gelegenen Systeme besitzen, kommt jedoch hier nicht mehr zu Stande.

Am Scheitelpole sind von KLEINENBERG noch einige Gruppen von unipolaren, birnförmigen, sowie mittelgroßen, reflectorischen,

d. h. multipolaren Nervenzellen beschrieben worden, die nach und nach in verschiedenen Larvenstadien entstehen sollen. Ein Theil dieser Elemente wird gewiss mit den im Obigen erwähnten Nervenzellen des polaren Ringnerven identisch sein. Andererseits muss ich jedoch hier bemerken, dass KLEINENBERG gewisse, der Scheitelregion angehörige Zellen als nervöse Elemente aufgefasst hat, denen, wie wir weiter unten sehen werden, durchaus nicht eine solche Bedeutung zukommt, sondern die sich als abgetrennte, proximale Theile von drüsigen Elementen des sog. Kopfschildes (*Ks*) erwiesen haben (Taf. 16 Fig. 80, 82, 85, 86).

Dieses bezieht sich vor Allem auf die von KLEINENBERG beschriebenen »reflectorischen Zellen«, welche »oberhalb des Scheitelorgans, nahe an den äußeren Enden der Scheitelantennen ein breites Band, das quer über die Mittellinie hinzieht (Taf. 14 Fig. 19 a, b, *gxa*)«, bilden sollen.

Jüngere Entwicklungsstadien der Gebilde der oberen Hemisphäre.

Alle bisher betrachteten Gebilde der oberen Hemisphäre entstehen natürlich bei der Larve nicht gleichzeitig, sondern in verschiedenen jüngeren Stadien der Entwicklung. Das Erscheinen der einzelnen Theile des larvalen und definitiven Kopfnervensystems und der hierher gehörigen Sinnesorgane vollzieht sich im Allgemeinen in der von KLEINENBERG geschilderten Reihenfolge, wesshalb ich meinerseits von einer ausführlichen Darstellung dieser Verhältnisse absehen kann. Im Folgenden will ich demnach bloß in allgemeineren Zügen die histogenetischen Vorgänge skizziren, die sich bei der Entwicklung der verschiedenen Anlagen im Bereiche der oberen Hemisphäre abspielen.

Leider habe ich jenes jüngste Larvenstadium von *Lopadorhynchus*, bei welchem KLEINENBERG in der präoralen Region außer einigen Elementen des larvalen Nervensystems nichts weiter als die beiden, von ihm »Sinnesplatten des Kopfes« genannten Ectodermverdickungen vorfand, nicht zu meiner Verfügung gehabt. Bei den jüngsten Larven, die ich habe untersuchen können, waren die Anlagen der Nackenwimperorgane und der hinteren Antennen inmitten der eben erwähnten, seitlichen Ectodermverdickungen bereits zu erkennen, über ihnen ferner die Anlagen der vorderen und der paaren Scheitelantennen, sowie auf der Bauchseite das vollkommen ausgebildete Scheitelwimperorgan.

Immerhin zeigten die Anlagen der complicirteren Sinnesorgane des Kopfes, mit Ausnahme des Scheitelwimperorgans, noch einen sehr geringen Differenzirungsgrad ihrer Elemente, deren Anzahl in einer jeden Anlage zugleich eine sehr viel beschränktere war. In solchen jüngeren Stadien ist das Ectoderm im Bereiche dieser Anlagen nur wenig dicker als das ganze übrige Larvenintegument, so dass es sich dort nur unbedeutend nach innen vorwölbt. Die Zellen sind da etwas höher als in dem benachbarten Ectodermepithel, aber schon ziemlich dünn, dabei an den inneren und äußeren Enden bemerkbar verjüngt und nach Art einer Knospe zusammengefügt, die vorläufig noch kurz ist und daher relativ dicker erscheint als später.

Die Kerne aller, ihrem Aussehen nach ziemlich gleichförmiger Elemente einer Sinnesorgananlage sind im Allgemeinen relativ groß, ziemlich hell und mit einem deutlichen Nucleolus und vielen Chromatinkörnern ausgestattet. Von den übrigen, meist ganz runden Ectodermkernen der Larvenhaut unterscheiden sie sich hauptsächlich durch eine mehr ovale Form. In den Zellen der Sinnesorgananlagen erscheint das Protoplasma dunkler als in den Elementen des indifferenten Integuments; dabei ist die einer einzelnen Zelle zukommende Plasmamenge im ersten Falle eine sehr viel geringere als in den gewöhnlichen Ectodermzellen. Diese Erscheinung haben wir jedenfalls dem Umstande zuzuschreiben, dass beim Entstehen der knospenförmigen Anlagen eine mehrfache Theilung der Zellen des äußeren Keimblattes stattfindet, in Folge dessen deren Zellkörper in ihren Dimensionen beträchtlich reducirt werden und die charakteristische, hohe, schmale Gestalt erhalten.

In so jungen Entwicklungsstadien ist in den Anlagen der Sinnesorgane des Kopfes zwischen Sinnes-, Stütz- und Muskelzellen noch keine scharfe Grenze zu ziehen. Vorläufig erscheint bloß die eine oder die andere Zelle der Anlage etwas mehr nach innen verlängert, indem sie sich gegen die primäre Leibeshöhle hin in einen kurzen Fadenfortsatz auszieht, der in seinem Farbentone an die specifische Färbung der Muskelfasern erinnert. Der Zellkern solcher, augenscheinlich noch im Entstehen begriffener Myoblasten streckt sich etwas in die Länge und wird dabei schmäler und dunkler, da die Chromatinkörner dichter zusammentreten; er erscheint aber nur sehr selten ganz dunkel gefärbt. Noch seltener ist zu dieser Zeit ein Heraustreten von jungen Muskelelementen aus dem Ectoderm zu beobachten.

Die jungen Sinneszellen lassen sich an ihrem noch viel dünneren, proximalen Fortsatz erkennen, der in Gestalt eines äußerst zarten, fadenförmigen Gebildes erscheint, aber nicht wie bei den Myoblasten über die innere Ectodermgrenze hinausragt. Aus solchen Fortsätzen von Sinnes- und Nervenzellen, die in die Länge wachsen und sich zu concreten Bündeln dicht unter der inneren Oberfläche des Ectoderms vereinigen, entstehen die anfangs ganz dünnen, häufig schwer zu erkennenden Nerven der Larve. Sehr viel deutlicher gestaltet sich die Bildung der Nervenfaserbündel im Bereich der Ganglienanlagen, welchem Vorgange die hufeisenförmige Leitungsbahn der Hirncommissur und Hirnconnective hauptsächlich ihren Ursprung verdankt. Hier nimmt die Plasmamenge aller Zellen, die sich als typische, neuroepitheliale Elemente erweisen, merkbar ab, indem sie zur Bildung und Verlängerung der fadenförmigen Nervenfortsätze zu Nervenfasern nach und nach aufgebraucht wird. Eine Folge dieser allmählichen Plasmaabnahme in den einzelnen Zellen ist ferner der Umstand, dass die Kerne der immer dichter zusammenrückenden, dünner werdenden Zellen keinen Platz mehr finden, um auf ein und derselben Höhe bleiben zu können, so dass man auf den ersten Blick sehr leicht den Eindruck erhält, als würden die Ganglienanlagen mehrschichtig.

Von den Stützelementen der jungen Sinnesorgananlagen differenziren sich am frühesten die Wimperzellen der Geruchsgrübchen, die auch später in Folge ihres besonderen, histologischen Charakters am deutlichsten hervortreten.

Die in den Anlagen der Kopfsinnesorgane vorkommenden Mitosen befinden sich stets in der äußeren Schicht des Ectodermepithels, wobei die achromatische Spindel immer eine der Körperoberfläche parallele Richtung hat. Hieraus folgt nun, dass alle Zellen der Sinnesorgananlagen bei ihrem Entstehen an der Körperoberfläche liegen und sich somit als Elemente eines einschichtigen Epithels documentiren. Dieses bezieht sich in gleicher Weise auch auf diejenigen Zellen, welche nachher, wie z. B. die primären Muskelelemente, aus dem epithelialen Gefüge des Ectoderms heraustreten und in die primäre Leibeshöhle vorrücken.

Am besten ausgebildet erscheinen die zu den Anlagen der Kopfsinnesorgane gehörenden, birnförmigen Nervenzellen, die ich selbst bei den jüngsten Larven mit Leichtigkeit habe auffinden können. Wahrscheinlich geht überhaupt die Bildung derselben dem Entstehen aller dieser Anlagen voran, indem sie möglicher Weise

provisorische Elemente des larvalen Nervensystems vorstellen, welche die Zelltheilung im benachbarten Ectoderm anregen, die eben zur Bildung der Sinnesorgananlagen führt. Allerdings ist auf den jüngsten Stadien der Kern dieser Nervenzellen noch nicht so groß wie später, und auch der Zellkörper vorläufig kleiner und weniger scharf contourirt; jedoch nehmen die in Rede stehenden Zellen sehr rasch an Größe zu und bekunden schon bald alle ihnen eigenthümlichen Merkmale.

Das eben Gesagte gilt auch für die sechs riesigen, multipolaren Nervenzellen, die dem zweiten und dritten, oberen Ringsystem angehören, nur mit dem Unterschiede, dass ihre Umrisse noch viel früher deutlich hervortreten.

Was nun den feineren Bau des allgemeinen, ectodermalen Larveninteguments betrifft, so zeigt er auch bei den jüngsten Larven ungefähr denselben Charakter, wie oben beschrieben wurde, was auch mit KLEINENBERG's Darstellung vollkommen übereinstimmt. Auf Schnitten sind die Grenzen der einzelnen Ectodermzellen der Haut nirgends deutlich ausgeprägt, doch kann man aus der dichteren Anordnung der Kerne schließen, dass die Zellen kleiner als in älteren Stadien sein müssen. Außerdem ist die Abgrenzung der äußeren, hellen, vacuolisirten Schicht des Ectoderms gegen die tiefere, dunklere, unregelmäßig faserige Schicht noch nicht so scharf wie später. Die Ectodermkerne der jüngeren Larven aber sind beträchtlich größer und etwas heller, so dass sowohl der Nucleolus als auch die sämmtlichen Chromatingebilde in ihnen besser unterschieden werden können.

Hier sei noch bemerkt, dass im Ectoderm der jüngsten Larven, welche sowohl von mir als auch von KLEINENBERG untersucht wurden, schon ganz deutlich eine Menge diffus zerstreuter kleiner, einzelliger Drüsen zu erkennen ist. Ihre Anzahl wird später noch bedeutend größer. Sie haben gewöhnlich die Gestalt heller, gewundener Röhrchen, die am inneren Ende leicht kolbenförmig erweitert sind und sich gegen die kleine Ausmündungsöffnung hin stark verdünnen. Ihr Inhalt stellt in der Regel eine vollkommen homogene, wahrscheinlich schleimige Masse vor; doch findet man häufig auch Drüsenzellen, die mit glänzenden, der Länge nach in Reihen angeordneten Granulis angefüllt sind (*dr* in den verschiedenen Abbildungen auf Taf. 15—17). Die Kerne der einzelligen Drüsen sind zum Theil den gewöhnlichen Ectodermkernen noch sehr ähnlich, in den meisten Fällen aber erscheinen sie in allen mög-

lichen Übergangsphasen zu jener ganz dunklen, länglichen Kernform, wie sie für diese Drüsenzellen bei etwas älteren Larven allgemein charakteristisch ist.

In der Tiefe des Larvenintegu ments habe ich schon sehr früh die hauptsächlichsten, larvalen Nerven unterscheiden können, die anfangs zwar noch sehr dünn sind, sich aber bald allmählich verdicken, indem sich ihnen nach und nach immer neue Nervenfasern beigesellen, die allem Anscheine nach von den neu entstehenden Nerven- und Sinneszellen herrühren. Nervenzellen werden an den verschiedensten Stellen des larvalen Nervensystems gebildet; sie gehen aus der Umwandlung gewöhnlicher Ectodermzellen der Larvenhaut hervor. In den betreffenden Elementen verändert sich zuerst der Zellkern, indem er größer und heller wird. Darauf verdichtet sich das Protoplasma, und der Zellkörper erhält allmählich schärfere Umrisse, wodurch er innerhalb der übrigen Ectodermmasse, in der sonst keine Zellgrenzen zu erkennen sind, immer deutlicher hervortritt. Aus den Elementen des indifferenten Larvenintegu ments entwickeln sich auch die verschiedenen kleineren, larvalen Sinnesorgane und Neuromuskelanlagen. An bestimmten Stellen treten, wahrscheinlich nach vorhergegangener Zelltheilung, einige Zellen zu einer kleinen Gruppe zusammen, die sich durch dichter gedrängte, vorläufig noch undifferenzirte Kerne auszeichnet. Die Individualität dieser Zellen kommt dann erst nach und nach zum Ausdruck, wobei zugleich mit der Kernmetamorphose auch die histologischen Eigenthümlichkeiten der Zellen selbst immer deutlicher werden, je nachdem sie sich in sensorielle, nervöse oder contractile Elemente verwandeln.

Die primären Muskeln, welche oben beschrieben wurden, fehlen in jüngeren Larvenstadien entweder ganz, wie z. B. die Mehrzahl der einzelnen, subdermalen Muskelfasern und der unbedeutenderen Larvenmuskeln, oder sie bestehen, wie z. B. die Längsmuskeln und der Muskelreifen des Prototrochs, zunächst noch aus einer sehr geringen Anzahl contractiler Faserzellen. Mit dem Wachsthum der Larve nimmt sowohl die Zahl der einzelnen Muskeln als auch der sie zusammensetzenden Elemente zu. Nun habe ich aber mit Ausnahme der noch unvollkommen differenzirten Myoblasten der sich bildenden Schlundmuskulatur, deren Entwicklung weiter unten ausführlicher dargestellt werden soll, nirgends bei der Larve eine Vermehrung der fertigen Muskelelemente durch Theilung wahrgenommen. Bei der Bildung der Myoblasten neu entstehender

oder wachsender, primärer Muskeln beobachtete ich immer ein locales Austreten von Muskelzellen direct aus dem Ectoderm, dabei in gewisser Abhängigkeit von Nerven- oder Sinnesapparaten, sei es auch von einfachster Form. Allerdings waren bei den jüngsten Larven, die ich untersucht habe, schon einige functionirende Muskeln vorhanden. Wenn diese aber ausschließlich auf dem beschriebenen Wege an Stärke zunehmen, und die nach ihnen entstehenden Larvenmuskeln in eben derselben Weise sich bilden, so liegt kein Grund vor, noch irgend einen anderen, besonderen Bildungsmodus für die ersten bei der Larve erscheinenden Muskeln anzunehmen. Sie werden eben, wie auch alle übrigen Primärmuskeln, aus dem Ectoderm in situ entstanden sein.

Zu Gunsten meiner Behauptung ließe sich noch der Umstand anführen, dass sich bei der *Lopadorhynchus*-Larve nirgends zwischen Ecto- und Entoderm indifferente Mesodermzellen vorfinden, welche als Material für die Bildung neuer oder zur Verstärkung schon vorhandener Muskeln dienen könnten. In der oberen Hemisphäre giebt es keine freien Zellen, von denen man annehmen könnte, dass sie etwa in den unterhalb des Prototrochs gelegenen Neuromuskelanlagen gebildet und von dort nach oben gewandert seien, wie das Kleinenberg glaubte. Und auch in der unteren Hemisphäre habe ich niemals freie Wanderzellen in der primären Leibeshöhle gesehen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich ferner hervorheben, dass jenes primäre Peritoneum, welches nach Kleinenberg die Darmoberfläche bedecken soll, bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* nicht vorhanden ist. Die Elemente, welche er irrthümlicher Weise für ein derartiges Gebilde gehalten hat, sind meiner Meinung nach nichts Anderes als einzelne Muskelzellen hauptsächlich der unregelmäßigen, subdermalen Ringfaserschicht, deren Plasmakörper nicht selten platt gedrückt erscheint, da Ecto- und Entoderm fast überall einander dicht anliegen. Außerdem können die feinen, contractilen Fasern junger Myoblasten, besonders wenn zu ihrer Darstellung keine geeignete Färbung des Objectes angewandt wurde, nur allzu leicht übersehen werden, und dann erhält man allerdings den Eindruck, als wären das Elemente eines äußerst flachen Plattenepithels.

Das weitere Schicksal der Gebilde der oberen Hemisphäre.

Die späteren Entwicklungsstadien der complicirteren Sinnesorgane des Kopfes zeichnen sich vor Allem durch eine bedeutende Vermehrung der Elemente in allen ihren Theilen aus. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung bloß die nachher vollständig verschwindenden Achsentheile des Scheitelwimperorgans und der beiden seitlichen, rudimentären Scheitelantennen. In allen diesen Organanlagen werden die Zellen und besonders deren Kerne in Folge wiederholter Theilungen immer kleiner und rücken dabei so dicht zusammen, dass es außerordentlich schwer wird, ihre weitere Differenzirung in allen Einzelheiten zu verfolgen. Daher habe ich, eben so wie auch KLEINENBERG, die endgültige Ausbildung der Kopfsinnesorgane nicht näher untersucht. Gewiss bieten die sich hier abspielenden Vorgänge manches Interessante, doch würde eine eingehendere Behandlung derselben die für die vorliegende Arbeit beabsichtigten Grenzen zu weit überschreiten. Was jedoch die allgemeine Weiterentwicklung der Anlagen der verschiedenen Antennenpaare, der Nackenwimperorgane und des Gehirns anbelangt, so ist dieselbe schon von KLEINENBERG in durchaus zutreffender Weise geschildert worden und braucht daher hier nicht wiederholt zu werden. Nur möchte ich an dieser Stelle als Ergänzung zu den nicht genauen Angaben KLEINENBERG's über die Hirnbildung eine Thatsache hervorheben, die mir für die Morphologie des Annelidengehirns von theoretischer Bedeutung zu sein scheint.

Bei Beschreibung der Entwicklung des Gehirns von *Lopadorhynchus* spricht KLEINENBERG stets bloß von zwei Paar gangliösen Hirnlappen, von denen das vordere Paar den größten Theil seiner Zellen von den Anlagen der beiden rudimentären Scheitelantennen erhalten, das hintere Hirnlappenpaar aber aus den Anlagen der vorderen und hinteren, bleibenden Antennen zusammen beziehen soll. Nach meinen eigenen Beobachtungen finde ich dagegen, dass am Gehirn von *Lopadorhynchus* bei der Larve vier Paar deutlich gesonderter, gangliöser Hirnlappen zu unterscheiden sind, welche zusammen mit den Anlagen der vier Paar größeren Kopfsinnesorgane entstehen; es sind das die Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane, der hinteren und vorderen definitiven Antennen und der nicht zur Ausbildung gelangenden, paarigen Scheitelantennen (Taf. 14 Fig. 41).

Das Scheitelwimperorgan, welches überhaupt nur die Bedeutung eines provisorisch functionirenden Sinnesapparates hat, geht in älteren Larvenstadien allmählich zu Grunde. Doch bleibt von demselben eine gewisse Anzahl in der zugehörigen Ganglienanlage entstandener Nervenzellen zurück, welche gleichfalls in das Gehirn aufgenommen wird und hier einen Theil des vorderen Zellenbelags der Hirncommissur herstellt. Außerdem verdankt diesem Larvenorgane, wie wir sahen, eine gewisse Anzahl primärer Muskelelemente ihren Ursprung. Alles eben Gesagte bezieht sich in gleicher Weise auf das linke, rudimentäre Scheitelwimperorgan.

In den kleineren, larvalen Sinnesorganen und Neuromuskelanlagen hört die Production von neuen Myoblasten schon lange vor Eintritt der Larvenmetamorphose auf, und dann bleiben in jenen Gebilden nur Nervenzellen übrig, welche in der tieferen Ectodermschicht liegen und sich verschiedenen Nerven der Larve anschließen. Wie wir sahen, besitzen sehr viele dieser Nervenzellen zwei in entgegengesetzter Richtung abgehende Fortsätze, von denen der eine wahrscheinlich mit den in nächster Nachbarschaft aus dem Ectoderm entstandenen Muskelzellen in Contact bleibt, während der andere als in die Länge wachsende Nervenfaser innerhalb des entsprechenden Nerven der Larve in irgend einen centralen Theil des Nervensystems vordringen könnte. So etwa stelle ich mir das Zustandekommen der ursprünglichen Innervirung der Primärmuskeln vor. Beweisen ließe sich dieses vielleicht nur dann, wenn es gelingen sollte, die electiven Methoden der neueren, neurologischen Technik mit Erfolg auch bei embryologischen Untersuchungen an niederen Seethieren anzuwenden. Die Sinneszellen, welche in den erwähnten Anlagen vorkommen, ziehen schon relativ bald ihre distalen Enden von der Körperoberfläche zurück und werden danach zum Theil wenigstens, wie es scheint, zu solchen Nervenzellen, von denen eben die Rede war. Was aus den letzteren nachher wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; nur so viel habe ich beobachten können, dass sie allmählich immer kleiner werden und zur Zeit der Larvenmetamorphose nicht mehr zu erkennen sind. Von allen Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre bleiben, wie gesagt, die sog. rudimentären Rückenantennen am längsten erhalten.

Von den primären Muskeln, die in der oberen Halbkugel der Trochophora gebildet werden, verschwindet ein gewisser Theil, jedoch lange nicht alle, sondern nur diejenigen Muskeln, die bloß speciell für das Larvenleben von Bedeutung waren. Der bei

Weitem größere Theil dagegen bleibt erhalten und geht unter entsprechender Umwandlung in die definitive Organisation des Wurmes über.

Zu letzterer Kategorie gehören beim erwachsenen *Lopadorhynchus* außer den ventralen und dorsalen Antennenmuskeln, den Retractoren der Nackenwimperorgane und einer schwach entwickelten, subdermalen Ringmuskelschicht noch folgende bedeutenderen Muskeln der Kopfregion: 1) ein vorderes Paar dorsoventraler Muskelbänder, welches dicht vor dem Gehirn die Kopfhöhle in vertikaler Richtung durchzieht, 2) ein hinteres Paar dorsoventraler Muskelbänder, welches zwischen der mittleren Partie des Gehirns und den beiden hinteren Hirnlappen vom Rücken zur Bauchseite geht, und 3) ein horizontales, transversales Muskelband, das über dem Gehirn zwischen den Antennenwurzeln der rechten und linken Seite ausgespannt ist.

Das sogenannte Kopfschild.

Unter den ectodermalen Organen der oberen Hemisphäre der *Lopadorhynchus*-Larve nimmt das von Kleinenberg als Kopfschild beschriebene Gebilde eine Sonderstellung ein. Dieses Larvenorgan, das sowohl in Bezug auf den Zeitpunkt seines Erscheinens als auch in seiner Ausbildung sehr bedeutenden Schwankungen unterliegen soll, hat nach Kleinenberg's Beschreibung die Form eines dicken, dicht über dem Scheitelwimperorgan in der Tiefe des Ectoderms gelegenen Querbogens, von welchem zwei seitliche Ausläufer nach innen von der aus den Anlagen der paaren, größeren Kopfsinnesorgane gebildeten Hufeisenfigur in vertikaler Richtung gegen den Prototroch herabsteigen. Das Kopfschild soll sich aus den gleich unterhalb der Scheitelantennen befindlichen Ectodermzellen bilden, indem sich die letzteren in die Tiefe zurückziehen und sich da plötzlich mit einer durchsichtigen Flüssigkeit anfüllen. So entstehe ein blasiges Stützgewebe, dessen Elemente dicht an einander gepresst sind. Die Rückbildung, welche dieses provisorische Organ während der Larvenmetamorphose erfahre, stellte Kleinenberg in der Weise dar, dass die Zellen desselben wieder aus einander rücken, wobei sie in Gestalt einzelner Bläschen erscheinen, und darauf endgültig verschwinden.

Die Form und Lagebeziehungen des sog. Kopfschildes (*Ks*, Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 40) sind von Kleinenberg im Allge-

meinen richtig beschrieben worden, doch ist die Structur desselben eine durchaus andere, als er sich das vorgestellt hat.

Untersucht man nämlich diese Gebilde auf Sagittalschnitten (Taf. 16 Fig. 81), so kann man sich leicht davon überzeugen, dass sie aus einer großen Anzahl langer, schlauchförmiger Zellen bestehen, die in der tieferen Ectodermschicht dicht bei einander liegen und hier parallel zur Körperoberfläche in longitudinaler Richtung angeordnet sind. Wenn das Kopfschild seine volle Ausbildung erreicht hat, so erscheinen dessen Zellen fast ihrer ganzen Länge nach stark erweitert und sind mit einer glashellen, homogenen Inhaltsmasse prall angefüllt. Nur ihre abgerundeten, inneren Enden bestehen dann noch aus einem körnigen Protoplasma, in welchem sich ein großer, runder, ziemlich dunkler Kern befindet, der einen großen Nucleolus und eine Menge Chromatinkörner enthält. Die distalen Zellenden verengern sich zu dünnen Röhrchen, die gleichfalls mit jener glashellen, wahrscheinlich schleimigen Masse angefüllt sind, sich im rechten Winkel gegen die äußere Oberfläche wenden und hier nach außen münden. Das sog. Kopfschild ist also nichts Anderes, als eine Anhäufung dicht gedrängter, langer, einzelliger Hautdrüsen.

Im Hauptabschnitte des Kopfschildes (*Ks*) bilden die verengerten, peripheren Enden der Drüsenzellen einen bogenförmigen Streifen, welcher sich am oberen Rande des Wimperfeldes vom rechten, vollkommen ausgebildeten und linken, rudimentären Scheitelwimperorgan in transversaler Richtung hinzieht. Von hier aus richtet sich die Mehrzahl der Drüsenzellen mit ihren schlauchförmig verlängerten, inneren Enden polaufwärts, wobei sie sich in der Tiefe des an dieser Stelle stark verdickten Ectoderms zu beiden Seiten der medianen Scheitelneuromuskelanlage (*snm*), zwischen dieser und den paaren, rudimentären Scheitelantennen (*sa*), sowie zwischen den letzteren und den Anlagen der vorderen, bleibenden Antennen (*aa*) hindurchdrängen (Taf. 16 Fig. 80, 81, 85, 86). Nicht alle Zellen sind von gleicher Länge, so dass ihre protoplasmatischen Endabschnitte, die den Zellkern enthalten und stets eine möglichst tiefe Lage innerhalb des Ectoderms einnehmen, auf verschiedene Höhe zu liegen kommen. Durchmustert man also, vom oberen Pole beginnend, eine Querschnittserie der Larve, so sieht man zuerst die abgeschnittenen Enden der Drüsenzellen, die hier nur aus körnigem Protoplasma mit dem Kerne in der Mitte bestehen. Auf den folgenden Schnitten erscheinen dann, der Körperoberfläche zunächst liegend, die von heller

Inhaltsmasse prall angefüllten, mittleren Zelltheile und dahinter, in der Tiefe des Ectoderms, wiederum die kernhaltigen, protoplasmatischen Enden der kürzeren Zellen. Derartige Bilder werden, so viel man aus den Fig. 19*a* und *b* ersehen kann, die irrthümliche Auffassung KLEINENBERG's von der Bedeutung der Elemente des Kopfschildes verschuldet haben. Da nämlich dort alle Zellen des Kopfschildes quer durchschnitten sind, so ist es natürlich kaum möglich, den richtigen Zusammenhang ihrer verschiedenen Abschnitte zu errathen. Die hellen, aufgeblähten, mittleren Theile der Drüsenzellen, welche dicht an einander liegen, machen in ihrer Gesammtheit thatsächlich den Eindruck, als hätte man es mit einem blasigen Bindegewebe (*ks*) zu thun, während die inneren Enden der Elemente in Folge ihres körnigen Protoplasmas mit dem großen Kern in der Mitte gewissen Nervenzellen der Larve sehr ähnlich sind, wofür sie von KLEINENBERG auch gehalten wurden (*g.a* in seinen angeführten Abbildungen).

Allein nicht alle Drüsenzellen, deren distale Enden in dem bezeichneten Querstreifen des Larvenintegruments zusammentreffen, sind mit ihren inneren Theilen nach oben gerichtet; eine gewisse Anzahl von ihnen haben eine entgegengesetzte Richtung. Besonders in der Medianebene bemerkt man einige Kopfschildzellen (*ks*), welche sich zwischen dem auf der rechten Seite gelegenen Scheitelwimperorgan und dessen linkem, rudimentärem Homologon vertikal nach unten wenden (Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 80, 81), wie ich das schon erwähnt habe.

Den eben beschriebenen Bau hat das Kopfschild im vollkommen ausgebildeten Zustande, welchen es bald früher, bald später erreicht. Wie KLEINENBERG richtig bemerkt hat, entwickelt sich dieses Organ sehr rasch, so dass es als ein glücklicher Zufall bezeichnet werden muss, wenn man dasselbe im Moment seines Entstehens zu Gesichte bekommt.

In den Anfangsstadien der Entwicklung des Kopfschildes bestehen dessen Elemente ganz und gar aus feinkörnigem Protoplasma und können dann, da sie auch einen großen, runden Kern und eine birnförmige Gestalt haben, sehr leicht für Nervenzellen gehalten werden. Im Gegensatz zu letzteren aber ist ihr dünner Fortsatz stets nach außen gerichtet und erreicht schon von Anfang an die äußere Oberfläche des Ectoderms (Taf. 16 Fig. 77, 78).

In den jungen Drüsenzellen treten zuerst kleinere Vacuolen auf, die sich mit einer hellen Flüssigkeit anfüllen. Darauf beginnen die

Zellen in die Länge zu wachsen, und das Protoplasma zieht sich mit dem Kerne in Folge einer immer mehr zunehmenden Ansammlung der durchsichtigen Secretmasse im distalen Abschnitte allmählich gegen das innere Zellende zurück. Dabei kann man im hellen, peripheren Theile der Zellen anfangs das die homogene Inhaltsmasse durchsetzende Spongioplasmanetz noch deutlich erkennen (Taf. 16 Fig. 79); nachher aber verschwindet es ganz (Taf. 16 Fig. 81).

Die seitlichen, unteren Ausläufer des Kopfschildes, welche die beiden Reihen der Antennenanlagen von der medianen Seite begleiten, münden hier in situ nach außen. Davon kann man sich z. B. auf Querschnitten, welche durch die Anlagen der hinteren Antennen gehen, sehr gut überzeugen (Taf. 15 Fig. 64). Die Drüsenzellen (*ks*) haben hier eine annähernd horizontale Lage und erscheinen als schlauchförmige Säckchen mit hellem Inhalte und einem dunklen Zellkern im unveränderten Plasmareste am inneren Ende. Häufig drängen sie sich zwischen den Achsentheil der Antennenanlage und deren birnförmige Nervenzellen, so dass die letzteren von ihnen ein wenig gegen die Bauchseite hin verschoben werden. Diese einzelligen Drüsen entstehen local durch Umwandlung gewöhnlicher Integumentzellen.

Das Verschwinden der einzelnen Elemente des Kopfschildes in späteren Larvenstadien geht eben so schnell von statten wie ihr Entstehen. Meiner Meinung nach geschieht das in der Weise, dass die ganze flüssige Inhaltsmasse der Zellen, die sich im Laufe einer gewissen Zeit in den letzteren angesammelt hat, plötzlich nach außen entleert wird; in Folge dessen collabiren die Wände der schlauchförmigen Drüsenzellen, die dann zu langen, dünnen Gebilden zusammenschrumpfen, welche sich nur allzuleicht der Beobachtung entziehen. Da nun nicht alle Zellen sich auf einmal entleeren, so wird das Gewebe des Kopfschildes allmählich gelockert. Diejenigen Drüsenzellen aber, welche noch ihre Inhaltsmasse behalten haben, nehmen dann, da sie von den benachbarten Elementen nicht mehr eingeengt werden, abgerundete Formen an und erscheinen, wenn sie quer durchschnitten sind, als isolirte, runde Bläschen, wie das Kleinenberg auch beschrieben hat.

So lange die Elemente des Kopfschildes mit Flüssigkeit prall angefüllt sind, wird das ganze Gewebe gewiss eine recht bedeutende Elasticität besitzen, und in diesem Sinne erscheint die Ansicht Kleinenberg's, dass wir es hier mit einem larvalen Stützgebilde zu thun hätten, bis zu einem gewissen Grade gerechtfertigt. Die

Hauptfunction des Organs ist aber jedenfalls eine secretorische, vielleicht sogar excretorische, wesshalb dasselbe besser als Scheitel- oder einfach als Kopfdrüse zu bezeichnen wäre.

B. Die untere Hemisphäre der Trochophora.

Die gegenseitigen Beziehungen der aus dem Ectoderm der unteren Hemisphäre hervorgehenden Gebilde werden dadurch sehr complicirt, dass sich hier in äußerst gedrängter Form der ganze, gegliederte Rumpf des zukünftigen Ringelwurmes anlegt. Dazu kommt noch die besondere Eigenthümlichkeit der *Lopadorhynchus*-Larve, dass die ventralen und lateralen Theile des postoralen Rumpfabschnittes mit ihren hauptsächlichsten, ectodermalen und mesodermalen Organen nicht, wie bei der Lovén'schen Larve, an der Vorderseite eines terminalen Rumpfkegels, sondern an der Unterseite der kugeligen Trochophora, d. h. also nicht in vertikaler, sondern in horizontaler Lage entstehen. Dabei ist nun das zukünftige Hinterende des Rumpfes mit der Stelle, wo nachher das Proctodäum durchbricht, anfangs weit gegen den Rücken hin verlegt und liegt also viel näher zum Prototroch als bei der typischen Trochophora von *Polygordius*, bei welcher sich der After am unteren Larvenpol bildet. Die Trochophora von *Lopadorhynchus* gehört somit zu jenem Typus von Annelidenlarven, wo sich die Achsen des Kopftheiles und des Rumpfes unterhalb des Mundes anfangs unter einem rechten Winkel kreuzen, und wo dieser Winkel erst später allmählich bis zu 180° anwächst, wodurch endlich die normalen, topographischen Lagebeziehungen aller Theile, wie sie für die Ringelwürmer charakteristisch sind, erreicht werden.

Eine Folge der hervorgehobenen Eigenthümlichkeit ist nun der auf den ersten Blick sonderbare Umstand, dass viele Gebilde in Bezug auf die Längsachse der Larve eine transversale Lage einnehmen, während sie morphologisch, mit Berücksichtigung ihrer Lage zu gewissen Theilen des sich entwickelnden Wurmkörpers, als longitudinale Gebilde bezeichnet werden müssen. Die letztere, morphologische Bezeichnungsweise der Lagebeziehungen von Organen halte ich für die richtigere, denn der Larventypus, welchem die Trochophora von *Lopadorhynchus* angehört, hat jedenfalls die Bedeutung einer secundären Abänderung jenes meiner Ansicht nach ursprünglichen Entwicklungstypus, wo das Prosoma und Metasoma eine

gemeinsame, geradlinige Längsachse besitzen, die mit der Hauptachse der Larve zusammenfällt.

In meiner weiteren Darstellung werde ich mich an die eben ausgesprochenen Betrachtungen halten und gehe nun zur Beschreibung der hauptsächlichsten Nervenbahnen der unteren Hemisphäre über, deren Kenntnis es uns erleichtern wird, die verschiedenen, hier auftretenden, ectodermalen Anlagen in bestimmte Systeme zu ordnen.

Die allgemeine Anordnung der unteren Nervenbahnen.

Nach KLEINENBERG's Angaben bilden sich die bleibenden Theile des centralen Nervensystems von Kopf und Rumpf durchaus selbständig, indem sie sich aus weit von einander abliegenden Anlagen entwickeln; diesen fehlen zur Zeit ihres ersten Auftretens noch jene longitudinalen Verbindungsbahnen, die bei der ausgebildeten Form im Nervenschlundring enthalten sind. Dennoch sollen die Anlagen von Gehirn und Bauchmark schon sehr früh in leitender Verbindung stehen, die sich KLEINENBERG in folgender Weise gedacht hat. »Die Erregung, die in irgend einer Ganglienzelle der Umbrella entspringt, verläuft längs der Verbindungsfaser dieser Zelle zum Ringnerven des Prototrochs, tritt in diesen auf der ventralen Seite ein, durchzieht fast die Hälfte des Ringes bis zur dorsalen Mittellinie, springt auf die Verbindungsfaser einer der hier gelegenen Ganglienzellen über, durchsetzt den Körper dieser Zelle, verlässt ihn innerhalb des Ausläufers, der sich dem Rückennerven anschließt, zieht nach unten bis in eine der primären Ganglienzellen, durch deren Hauptfortsatz sie in die Neuralplatte hineingeleitet wird: hier angekommen erlischt sie.«

»Dieser Weg ist lang und sicherlich reich an Hindernissen«, wie KLEINENBERG selbst sagt; er hat nur eine provisorische Bedeutung und wird nachher durch eine andere Leitungsbahn ersetzt, die mit der Bildung des Nervenschlundringes auf der Bauchseite des Körpers zu Stande kommt. Die Entwicklung des letzteren soll in der Weise von Statten gehen, dass die Hirnconnective über den Ringnerven des Prototrochs hinaus nach unten vorwachsen und, in der unteren Hemisphäre angelangt, zunächst sich noch eine kurze Strecke weit vertikal fortsetzen, dann aber im rechten Winkel gegen den Rücken hin abbiegen. Diese ganzen unteren Fortsetzungen der Hirnconnective hat KLEINENBERG als Seitennerven bezeichnet. Über ihre Endigungsweise ist er nicht ins Reine gekommen, doch glaubte er,

dass die Seitennerven in der Analregion auch mit jenen Ganglienzellen in Verbindung treten, die längs der ventralen Mittellinie der Larve in zwei Längsreihen angeordnet sind. Erst später sollen dann in den Neuralplatten ein Paar Längsfaserstränge erscheinen, welche die Connective des sich entwickelnden Bauchmarks vorstellen. Nach oben vorwachsend, sollen sie den äquatorialen Ringnerven genau an der Stelle erreichen, wo die unteren Verlängerungen der Hirnconnective, d. h. also die Seitennerven, aus demselben heraustreten, und allmählich mit deren kurzen, vertikal absteigenden Theilstücken verschmelzen. So werde die Bildung des Schlundrings durch einander entgegenwachsende Elemente des Gehirns und Bauchmarks zugleich bewerkstelligt.

Alles das ist ganz richtig, nur muss ich meinerseits hinzufügen, dass ich eine ähnliche, kurze ventrale Leitungsbahn, welche die nervösen Gebilde der oberen und unteren Hemisphäre unter einander in Verbindung setzt, auch schon am larvalen Nervensystem habe constatiren können.

In dem von uns betrachteten Entwicklungsstadium stellen die unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Sc*) nach ihrem Austritt aus dem äquatorialen Ringnerven ein Paar relativ kurzer, ziemlich kräftiger Längsstämme vor, die in vertikaler Richtung gegen die vorderen Enden der Bauchplatten absteigen. An der Stelle, wo sie den präoralen Wimperring verlassen, zweigen sich von ihnen zwei dünne Nerven (*Pnn*) ab, die sich dem Stomodäum zuwenden und, sich hier verästelnd, an die Basaltheile der Schlundsäcke herantreten. Man kann dieselben untere Schlundnerven nennen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 88). Etwas weiter abwärts kreuzen die beiden Längsstämme ein Ringsystem, in welchem nicht nur eine aus Ganglienzellen und ihren Ausläufern zusammengesetzte ringförmige Nervenbahn, wie Kleinenberg meinte, sondern ein wirklicher, aus einer großen Anzahl fest zusammengefügter Nervenfasern bestehender, unterer Ringnerv (*rnu*) enthalten ist. An den Seiten des Larvenkörpers und am Rücken verläuft derselbe parallel mit dem Prototrochnerven; ventral von den Hirnconnectiven aber bildet seine Verlängerung ein Paar Nerven (*VDn*), die ein wenig nach unten abweichen und dicht unter der Mundöffnung einander begegnen. Hier geben sie an die Wände des Larvenösophagus eine Menge kleinerer Zweige ab und können daher als Vorderdarm- oder Stomodäalnerven bezeichnet werden. Ob sie sich ventral auch wirklich zu einem vollkommen geschlossenen Ringe vereinigen,

kann ich nicht mit Gewissheit behaupten, obgleich ich das für sehr wahrscheinlich halte (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 15 Fig. 45—47, 52; Taf. 16 Fig. 92—94).

Nach einer weiteren kurzen Strecke ihres vertikalen Verlaufes spalten sich die unteren Verlängerungen der Hirnconnective in je zwei Äste, von denen der eine Ast fast im rechten Winkel gegen den Rücken abbiegt, der andere aber sich schräg nach unten der ventralen Mittellinie zuwendet.

Die dorsalen Äste der Hirnconnective verdienen nun durchaus den Namen von Seitennerven (*ln*); sie entsprechen jedoch nur den horizontalen Abschnitten derjenigen Nervenbahnen, welche von Kleinenberg als Seitennerven bezeichnet worden sind. Diese beiden Nerven halten sich genau an die Seitenränder der Bauchplatten, denen sie sich dicht anschließen, und haben somit anfangs einen vollkommen horizontalen Verlauf; auf der Rückenseite dagegen steigen sie allmählich im Bogen nach unten herab und gelangen so schließlich in die Region des Proctodäums (Taf. 14 Fig. 39, 41—44; Taf. 17 Fig. 101—106, 111, 115, 116). Ein derartiger Verlauf der Seitennerven ist natürlich durch die Form und Lage der Bauchplatten (*Bp*) bedingt. Diese haben nämlich die Gestalt zweier länglichen Platten mit breiteren Vorder- und sich verjüngenden Hinterenden; ihre unteren, medianen Ränder sind fast geradlinig, während die oberen, lateralen Ränder bogenförmig geschweift sind. Auf der unteren, horizontalen Oberfläche der Trochophora gelegen, convergiren die Bauchplatten mit ihren hinteren Enden und weichen nach vorn allmählich nach beiden Seiten hin aus einander, wo sich zwischen ihnen, unmittelbar hinter dem Munde, ein besonderes Larvenorgan, das »Bauchschild« (*Bs*) mit der »Bauchdrüse« (*Bd*) in der Mitte, einschiebt.

Wie schon Kleinenberg richtig bemerkt hat, erhalten sich die Seitennerven bei der Larve sehr lange. Etwas später, wenn die Bauchplatten breiter werden, wird dieses Nervenpaar ein wenig nach oben verschoben, so dass die beiden Nerven wenigstens mit ihren vorderen Abschnitten dem höher gelegenen Prototrochnerven bedeutend genähert erscheinen. Diese Beziehungen erfahren nun wiederum eine Abänderung, sobald der Rumpfabschnitt sich in die Länge zu strecken beginnt, und seine Hauptachse allmählich eine Längsrichtung annimmt. Dann wird es auch vollkommen klar, dass die Seitennerven, die im vorliegenden Falle anfangs als horizontale, fast ringförmige Nervenbahnen erscheinen,

morphologisch die Bedeutung eines Paares lateraler Längsstämme haben.

Der anfängliche Verlauf der Seitennerven in einer Ebene, welche die Hauptachse der Trochophora in einem rechten Winkel schneidet, muss jedenfalls als eine secundäre Erscheinung gedeutet werden, die durch die oben erörterte, allgemeine Verlagerung der meisten Theile der Rumpfanlagen bedingt ist. Eine derartige Verschiebung der lateralen Nervenbahnen aus ihrer ursprünglich longitudinalen Richtung wird nun aber ihrerseits eine ganze Reihe von Abänderungen im larvalen Nervensystem der unteren Hemisphäre verursacht haben müssen. Als Beispiel sei hier nur folgende Betrachtung eingeschaltet. Nehmen wir an, und dafür habe ich verschiedene Gründe, dass beim ursprünglichen Larventypus mit terminalem Rumpfkegel, ähnlich wie in der oberen Hemisphäre, auf den einen, beschriebenen, unteren Ringnerven noch weitere solche Ringnerven folgten. Bei den angedeuteten Verschiebungen werden sich dann die Seitennerven, indem sie aus der vertikalen in eine horizontale Lage übergingen, diesen unteren Ringnerven auf beiden Seiten des Körpers immer mehr genähert haben und mit ihnen in Berührung gekommen sein, was schließlich zu einer vollkommenen Verschmelzung der unteren Ringnerven mit den Seitennerven oder aber zu einer Substitution der ersteren durch die letzteren wenigstens in der dorsalen Hälfte des Larvenkörpers geführt haben dürfte.

Die beiden medianen Äste der nach unten verlängerten Hirnconnective sind von Kleinenberg ganz übersehen worden; und gerade diese bilden die erwähnte, kürzere, ebenfalls provisorische Verbindungsleitung zwischen den Anlagen des definitiven Kopf- und Rumpfnervensystems. Dieses Paar medianer Bauchnerven (*vn*), das sich schon bei den jüngsten, von mir untersuchten Larven vorfand, begleitet die unteren, medianen Ränder der Bauchplatten ihrer ganzen Ausdehnung nach und grenzt somit hart an jene beiden ectodermalen Längsstreifen (*gB*), aus denen die beiden Bauchmarkshälften hervorgehen (Taf. 14 Fig. 39, 42, 43; Taf. 17 Fig. 101—106, 111, 115). Der Verlauf der Bauchnerven, die vorn ziemlich stark sind und nach hinten allmählich dünner werden, ist ebenfalls durch die Gestalt der Bauchplatten vorgezeichnet. An den unteren Enden der Hirnconnective, wo sich die beiden ventralen Längsstämme von den Seitennerven trennen, ist der Abstand zwischen ihnen ein recht bedeutender. An der Vorderseite der Larve herabsteigend, nähern sie sich einander beträchtlich und verlaufen dann an der horizontalen

Unterseite der Trochophora in relativ geringem Abstande von der ventralen Mittellinie bis zu den Hinterenden der Bauchplatten. Hier treffen die Bauchnerven mit den Seitennerven zusammen und vereinigen sich zu einem Paar kurzer, adanaler Nervenstämme (*an*, die dann hinter dem After (*A*) in die Gabeläste des unpaaren Rückennerven (*dn*) der unteren Hemisphäre direct übergehen (Taf. 14 Fig. 39, 44; Taf. 17 Fig. 108—110).

Mit den eben beschriebenen, larvalen Längsnerven haben die Connective des Bauchmarks (*Bc*) gar nichts zu thun, da sie später als jene und durchaus selbständig im Zusammenhange mit den sich differenzirenden Ganglienanlagen (*gB*) des bleibenden Rumpfnervensystems entstehen. Anfangs liegen die Bauchmarkconnective ziemlich nahe rechts und links von den Bauchnerven. Später aber wird der Abstand zwischen diesen beiden Paaren von Längsstämmen größer, indem die ersteren in Folge der starken Verdickung des Ectoderms im Bereiche der wulstförmigen Bauchmarkanlagen, deren innerer Grenzfläche sie anliegen, immer mehr in die Tiefe rücken. Am Vorderrande der Bauchplatten stoßen die Connective des Bauchmarks auf die Anfangsstücke der Bauchnerven und senden ihre Nervenfasern in die letzteren hinein, innerhalb welcher dieselben, nach aufwärts vorwachsend, endlich bis in die unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Sc*) vordringen (Taf. 14 Fig. 39, 41—43; Taf. 17 Fig. 111, 115). Auf diese Weise vermitteln die Bauchnerven der Larve das Zustandekommen des definitiven Nervenschlundringes, indem sie den sich entgegenstrebenden, ab- und aufsteigenden Verbindungsfasern der Nervencentren des Kopf- und Rumpfabschnittes gleichsam den Weg vorbereiten.

Die Commissuren des Bauchmarks bilden sich, wie Kleinenberg angab, in einem ziemlich späten Larvenstadium, wenn nämlich die Bauchplatten fast bis zu gegenseitiger Berührung median zusammengerückt sind. Aber schon sehr viel früher, bei ganz jungen Larven, deren Bauchplatten bei einem ganz geringen Differenzirungszustande noch weit von einander entfernt liegen, und bei denen die Bauchmarkconnective noch gar nicht vorhanden sind, habe ich einige dünne Querbrücken constatiren können, welche die Bauchnerven der beiden Seiten unter einander verbinden. In Hinblick auf ein so frühzeitiges Auftreten dieser transversalen Verbindungen und auf den Umstand, dass ihnen eigene Neuromuskelanlagen zukommen, die ihrem Bau nach primäre Sinnesknospen vorstellen, müssen sie meiner Ansicht nach als besondere Commissuren des

larvalen Rumpfnervensystems gedeutet werden. In dem von uns betrachteten Larvenstadium habe ich ganz deutlich zwei solche Commissuren (*cm*^{1}, *cm*^{2}) erkennen können; es schien mir jedoch, als wäre auch noch eine dritte vorhanden (Taf. 14 Fig. 39, 41, 42; Taf. 17 Fig. 100, 101, 111).

Die erste larvale Bauchnervencommissur (*cm*^{1}) verbindet die vorderen, verdickten Abschnitte der ventralen Längsstämme und befindet sich ungefähr auf gleicher Höhe mit den Vorderrändern der Bauchplatten. Sie hat die Form eines nach hinten gerichteten Bogens und liegt an der Innenfläche des sog. Bauchschildes. Die zweite Commissur (*cm*^{2}) ist kürzer, befindet sich in einiger Entfernung hinter der ersten und umgreift den Hinterrand der Hauptmasse des Bauchschildes. Bemerkenswerth ist dabei der Umstand, dass die zweite Commissur sich an der Innenfläche der Bauchplatten bis zu deren lateralen Rändern hin weiter fortsetzt, so dass sie hier die Bauchnerven mit den Seitennerven verbindet. Außerdem tritt diese Commissur etwas später auch noch mit den sie kreuzenden Connectiven des Bauchmarks in Verbindung (Taf. 14 Fig. 39, 42).

Da die beiden Bauchnerven aufwärts von der Stelle, wo die erste, bogenförmige Commissur mit ihren nach oben gerichteten Enden in dieselben eintritt, plötzlich bedeutend stärker werden, so ist es klar, dass sich die Commissurenfasern innerhalb der ventralen Nervenstämme gegen die unteren Enden der Hirnconnective hin fortsetzen und hier endlich mit den Anfangstheilen der Seitennerven zusammentreffen müssen. Ferner scheint auch der ventrale Abschnitt des unteren Ringnerven, d. h. die beiden, sich hinter dem Munde begegnenden Stomodäalnerven, eine solche transversale Leitungsbahn zwischen den unteren Verlängerungen der Hirnconnective, in denen die vorderen, resp. oberen Endtheile der Seiten- und Bauchnerven sich vereinigen, vorzustellen.

Somit hätten wir in der unteren Hemisphäre der Trochophora eine Reihe auf einander folgender Commissuren, welche die median-ventralen und lateralen Längsstämme des larvalen Rumpfnervensystems verbinden und zugleich die erste Verbindung dieser Nerven der Larve mit den sich bildenden, definitiven Längsstämmen, nämlich den Connectiven des Bauchmarks, so wie der letzteren unter einander herstellen. Nimmt man dabei in Betracht, dass die horizontale Lage des postoralen Abschnittes der Rumpfanlagen eine secundäre Erscheinung ist, so ist es einleuchtend, dass diese larvalen

Commissuren möglicher Weise nichts Anderes sind, als übrig gebliebene Theile einer früher hier vorhanden gewesenen Serie von Ringnerven des Rumpfes, deren dorsale Abschnitte, wie oben erörtert, verschwunden oder vielleicht in die Seitennerven aufgenommen sein mögen.

Hier sei noch hinzugefügt, dass ein Paar hinterer Commissuren die Bauch- und Seitennerven ein und derselben Seite mit einander verbindet, nicht weit von der Stelle, wo diese Längsnerven in die adanalen Nervenstämme übergehen (Taf. 14 Fig. 39; *n**, Taf. 17 Fig. 109).

Wie sich die bisher beschriebenen, larvalen Commissuren zur später erscheinenden Metamerie des Rumpfes und zu den definitiven Bauchmarkcommissuren verhalten, habe ich nicht verfolgt. Auch kann ich über das weitere Schicksal der transversalen Verbindungen zwischen den ventralen und lateralen Längsstämmen nichts Bestimmtes angeben, da dieselben in älteren Entwicklungsstadien in Folge des immer complicirter werdenden Baues der Bauchplatten schwer zu erkennen sind.

Von den übrigen longitudinalen Nervenbahnen der unteren Hemisphäre erreicht nur noch der unpaare Rückennerv (*dn*) das Hinterende des Körpers. Dieser scharf contourirte, ziemlich starke Nervenstamm tritt aus dem Ringnerven des Prototrochs mit verbreiterter Basis oder geradezu mit zwei symmetrischen Wurzeln heraus. Der letztere Umstand scheint mir nun direct darauf hinzuweisen, dass der untere, unpaare Rückennerv dem medianen Dorsalnervenpaare (n^1) der oberen Hemisphäre entspricht und somit wahrscheinlich aus der Verschmelzung zweier symmetrischer Längsnerven hervorgegangen ist. Zu Gunsten einer solchen Auffassung spricht auch die Spaltung des unteren, resp. hinteren Endes desselben in zwei Gabeläste, welche das Proctodäum von hinten her umgreifen und nach vorn in die beiden adanalen Nervenstämme unmittelbar übergehen. Durch die letzteren wird nun, wie wir schon oben sahen, der Rückennerv sowohl mit den Bauchnerven als auch mit den Seitennerven in leitende Verbindung gesetzt. Auf seinem Wege vom äquatorialen Ringsystem zur unteren Oberfläche der Trochophora kreuzt der dorsale Nervenstamm den unteren Ringnerven (*rnu*), wobei zwischen ihnen ein Faseraustausch zu Stande kommt (Taf. 13 Fig. 37, 38; Taf. 14 Fig. 39, 44; Taf. 16 Fig. 92; Taf. 17 Fig. 109, 110).

An den Seitenflächen der unteren Hemisphäre habe ich noch zwei Paar dünne Stämmchen gefunden, welche untere Fort-

setzungen der Nerven des dritten und fünften Paares der oberen Hemisphäre vorstellen (n^3, n^5). Sie kreuzen ebenfalls den unteren Ringnerven, um dann weiter abwärts sich mit den Seitennerven zu vereinigen (Taf. 13 Fig. 37, 38; Taf. 14 Fig. 39, 42, 44; Taf. 15 Fig. 45, 46; Taf. 16 Fig. 88).

Diese Vereinigung mit den Seitennerven muss meiner Ansicht nach auch als eine secundäre Abänderung betrachtet werden, wofür wir den Grund in der veränderten Lage der Bauchplatten zu suchen haben. Es werden sich ursprünglich wohl alle Längsnerven der Larve bis zum hinteren Körperende erstreckt haben, ähnlich wie der Rückennerv und die Seiten- und Bauchnerven, wo sie wahrscheinlich alle durch einen adanalen Ringnerven unter einander in Verbindung standen. Als aber dann die Bauchseite der Rumpfanlage ihre ursprünglich vertikale, zur Hauptachse der Trochophora parallele Lage verließ und sich allmählich der horizontalen Querebene näherte, mussten die Seitennerven nach und nach gegen die unteren Enden der mehr dorsal verlaufenden Längsstämme hin verschoben werden. Durch eine derartige Verschiebung konnte, abgesehen von der oben angedeuteten Vereinigung mit den unteren Ringnerven, auch noch eine theilweise Verschmelzung der Seitennerven mit den übrigen Längsnerven der dorsalen Körperhälfte verursacht werden, die auf einer um so größeren Strecke aufwärts vom After erfolgen musste, je näher sich das betreffende Längsnervenpaar zur Bauchfläche befand. Thatsächlich finden wir nun auch dem entsprechend die Lage der Vereinigungspunkte der Nerven des dritten und fünften Paares mit den Seitennerven. Das letztere Paar hätte somit bei der *Lopadorhynchus*-Larve eine sehr complicirte, morphologische Bedeutung. Endlich lässt sich, wie ich glaube, auch die Unpaarheit des Rückennerven auf die allgemeine Verringerung der ganzen dorsalen Oberfläche der unteren Hemisphäre zurückführen, welche durch die veränderte Lage der Hauptachse des postoralen Rumpfabschnittes verursacht worden sein muss. Wie wir sehen, sind ja auch die Seiten- und Bauchnerven in ihren Endtheilen mit einander verschmolzen und bilden so die beiden kurzen, adanalen Stämme; ihrer weiteren Vereinigung aber standen gewiss die zwischen ihnen eingeschalteten Bauchplatten entgegen.

Ob sich die oberen Nerven des vierten und sechsten Paares (n^4, n^6) ebenfalls auf die untere Hemisphäre fortsetzen, kann ich nicht sicher sagen, obgleich ich einige Andeutungen davon an meinen Präparaten gesehen habe (z. B. Taf. 15 Fig. 49).

Der untere Theil des äquatorialen Ringsystems.

In der dem Prototroch von unten anliegenden Ectodermzone beschrieb Kleinenberg drei Gruppen »automatischer« Zellen und vier riesige »Reflexzellen«, aus denen sich seiner Meinung nach ein vielleicht nur median ventral nicht vollkommen geschlossener Nervenring zusammensetzt. Hierher zog Kleinenberg auch die einzigen, von ihm aufgefundenen zwei Paar Neuromuskelanlagen, die, wie er glaubte, das ganze Zellmaterial zur Bildung der gesammten Larvenmuskulatur liefern.

Die »reflectorischen«, multipolaren Nervenzellen (*uNzd*, *uNzv*) gehören nun thatsächlich einem besonderen Ringsystem an, indem sie dem unteren Ringnerven (*rnu*) anliegen (Taf. 13 Fig. 38); dagegen stehen die dorsale und die beiden lateralen Gruppen der »automatischen«, d. h. unipolaren Nervenzellen (*nzd*, *nzv*) zum Ringnerven des Prototrochs (*Rn*) in directer Beziehung, wie bereits Kleinenberg durch unmittelbare Beobachtung an Isolationspräparaten nachgewiesen hat. Als Bestandtheile des äquatorialen Ringsystems erweisen sich auch die von meinem Vorgänger entdeckten, subtrochealen Neuromuskelanlagen. Von ihnen befindet sich das eine Paar (*Unml*) an beiden Seiten des Körpers, nach außen von den Nerven des dritten Paares (n^3), das andere Paar (*Unmv*) an den unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Sc*). Außerdem fand ich hier noch ein Paar ähnlicher, nur weniger stark entwickelter, rechts und links von der ventralen Medianlinie gelegener Gebilde (*uPnm*), eine Anzahl kleiner Muskelanlagen und einige kleinere, zerstreute Nervenzellen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 40—44).

Die unteren, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs.

Kleinenberg war der Ansicht, dass dieses Anlagenpaar »vielleicht die letzten Reste eines früher reichlich producirenden Bildungsherdes« vorstelle, da es, wie er meinte, »seine Thätigkeit allein auf die Hervorbringung von Muskelzellen beschränkte«. Hiermit bin ich nicht einverstanden. Ich finde im Gegentheil, dass die lateralen, subtrochalen Neuromuskelanlagen durchaus typisch und dabei außerordentlich stark entwickelt sind, und dass in ihnen alle drei Arten von Elementen, nämlich außer den in Bildung begriffenen Myoblasten

auch Sinnes- und Nervenzellen, gerade sehr deutlich hervortreten. Ferner habe ich bemerkt, dass das bezeichnete Anlagenpaar seine volle Ausbildung früher erlangt, als die an den Hirnconnectiven gelegenen Neuromuskelanlagen, und gar nicht so bald verschwindet, wie das KLEINENBERG behauptete.

Ihrer Lage nach entsprechen die in Rede stehenden Gebilde (*Unml*) den oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs vollkommen. Ähnlich wie die letzteren dem oberen Rande, so lehnen sich die ersteren dem Unterrande des präoralen Wimperkranzes dicht an und befinden sich mit ihnen auf den gleichen Meridianen, längs welchen die Nerven des dritten Paares (n^3) und das entsprechende, primäre Längsmuskelpaar (3) verlaufen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 42).

Auch ist der Bau der unteren, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs im Allgemeinen derselbe, wie ihn die entsprechenden, oberen Anlagen in jüngeren Larvenstadien zeigen; doch ist er in mancher Hinsicht deutlicher ausgeprägt, da das untere Anlagenpaar viel länger in Thätigkeit bleibt und eine bedeutend stärkere Ausbildung erreicht, in Folge dessen sich auch die einzelnen Bestandtheile besser differenziren. So sind hier (*Unml*) besonders deutlich die zu einem Achsenbündel vereinigten, hellkernigen Sinneszellen (*sz*) erkennbar, die mit ihren dünnen, peripheren Enden in einem Grübchen an der Körperoberfläche zusammentreten und ihre inneren, fadenförmigen Fortsätze schräg nach oben gegen den Prototrochnerv (*Rn*) aussenden. Im gegebenen Falle scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass wir es hier mit einem Paar larvaler Sinnesorgane zu thun haben, die nach dem Typus der Sinnesknospen gebaut sind. Um das Achsenbündel herum finden wir im Ectoderm eine reichliche Menge junger Myoblasten (*mz*), und auf diese folgen unipolare, meist birnförmige Nervenzellen (*nz*), deren Fortsätze auch in den Äquatorialnerv eintreten. Die Nervenzellen sind hier von mittlerer Größe, doch trifft man bei älteren Larven die eine oder die andere noch größere Zelle an, und solche Elemente zeichnen sich dann gewöhnlich durch eine besondere Kernstructur aus: man sieht da im blassen Vollkerne von einem großen, central gelegenen Nucleolus gegen die Kernmembran radiäre Lininfasern ausstrahlen, die mit kleinen, schwach tingirten Chromatinkörnchen besetzt sind (Taf. 15 Fig. 45—48; Taf. 16 Fig. 88, 89).

Die Myoblasten, welche aus den beschriebenen Neuromuskelanlagen hervorgehen, werden zum Theil zu Elementen des Proto-

trochmuskels (*Rmx*), wobei sie die oben angegebene, charakteristische Umwandlung erfahren. Ein anderer Theil derselben schließt sich den beiden hier vorbeiziehenden Längsmuskelsträngen (3) der Larve an.

Die äquatorialen Neuromuskelanlagen der Hirnconnective.

Dem zweiten, mehr ventral gelegenen Paare der von ihm aufgefundenen Neuromuskelanlagen schrieb Kleinenberg eine weit größere Bedeutung zu. Seiner Meinung nach nimmt hier nicht bloß der größte Theil der Larvenmuskulatur seinen Ursprung, sondern es sollen die in diesen Anlagen auftretenden, nervösen Elemente einen besonderen Entwicklungsgrad erlangen und als provisorisches Bindeglied bei der Bildung des Nervenschlundringes eine sehr wichtige Rolle spielen. Im Bereich des ventralen Anlagenpaares fand Kleinenberg beide Formen von larvalen Nervenzellen: im oberen Theile, näher zum Wimperringe, »automatische«, nach unten vom Achsentheile, den er für den eigentlichen Muskelbildungsherd hielt, »reflectorische« Zellen.

Die Lage des zweiten Paares der subtrochalen Neuromuskelanlagen (*Unmv*) hat Kleinenberg vollkommen richtig beschrieben (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 41). Ihr Achsentheil schließt sich dem Ringnerven des Prototrochs (*Rn*) an der ventralen Seite der Hirnconnective (*Sc*) an. In dessen Umgebung befindet sich nun thatsächlich eine größere Anzahl von Nervenzellen, als man sonst bei dieser Art von Larvenorganen antrifft; allein ein gewisser Theil dieser Zellen gehört meiner Beobachtung nach einem anderen, weniger ausgebildeten und von Kleinenberg unbemerkt gebliebenen Anlagenpaare an (*unmv*), welches etwas weiter abwärts gelegen ist und dem System des unteren Ringnerven (*rnu*) angehört. Zum letzteren müssen auch die bipolaren und multipolaren Nervenzellen gerechnet werden, die wir unmittelbar nach unten von den in Rede stehenden, äquatorialen Neuromuskelanlagen vorfinden.

Alle diesem Anlagenpaar zukommenden Nervenzellen haben sich als unipolare Elemente erwiesen. Ihr scharf umschriebener, gewöhnlich runder Plasmakörper enthält einen gleichfalls runden Zellkern, in welchem die dunklen Chromatinkörperchen in regelmäßig gleichem Abstande um den centralen Nucleolus einschichtig angeordnet sind. Übrigens kommen hier, besonders bei nicht ganz jungen Larven,

auch recht große, birnförmige Elemente (*nz*) vor, in deren feinkörnigem Protoplasma man deutliche Nissl'sche Körper wahrnehmen kann. Die Richtung der Nervenfortsätze aller dieser Zellen ist eine derartige, dass es schwer zu entscheiden ist, ob sie in die Hirnconnective oder direct in den äquatorialen Ringnerven eindringen. Dasselbe muss auch von den Fortsätzen der Sinneszellen des Achsentheils gesagt werden, der hier sehr stark entwickelt ist. Somit documentiren sich diese Anlagen ohne Zweifel auch als larvale Sinnesorgane (*Unmv*, Taf. 16 Fig. 88—90).

Die in ihnen entstehenden Myoblasten (*mz*), deren hier recht viele producirt werden, bilden sich nun nicht, wie Kleinenberg glaubte, aus den Zellen des für einen »Propf undifferenzirten Gewebes« gehaltenen Achsenbündels, sondern aus dünnen, dunkelkernigen Ectodermzellen, welche den centralen, percipirenden Theil des Organs dicht umgeben. Auch ist die Bestimmung dieser Muskelelemente bei Weitem keine so umfangreiche, wie das mein Vorgänger glaubte: sie betheiligen sich bloß am Aufbau des Prototrochmuskels (*Rm*), ferner des Längsmuskelpaares (2), welches den Hirnconnectiven von innen anliegt, und schließen sich außerdem, theilweise wenigstens, jenem Zellmaterial (*Pmu*) an, das sich um die Schlundanlagen herum ansammelt und später einen Theil der Schlundmuskulatur liefert.

Die unteren, pharyngealen Neuromuskelanlagen.

Das dritte Paar der unteren, äquatorialen Neuromuskelanlagen (*uPnm*) befindet sich ganz auf der Bauchseite der Larve, in nächster Nähe der Medianlinie und des unpaaren Bauchmuskels (1), der hier, im Ectoderm eingebettet, nach außen vom Prototrochnerven (*Rn*) verläuft. Zu diesem Nerven stehen die besagten Anlagen in directer Beziehung; doch treten an dieselben noch außerdem obere Zweigäste der unteren Pharyngealnerven (*Pnu*) heran (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 40).

Die Structur dieses medianen Anlagenpaares ist bedeutend einfacher. Um ein dünnes Bündel hellkerniger Zellen (*sz*) herum, die vermuthlich auch die Bedeutung von Sinneselementen haben, gruppiren sich einzelne, kleinere, birnförmige Nervenzellen (*nz*) und einige junge Myoblasten. Aus einem Theil der letzteren setzt sich ein dünnes Querband zusammen, welches dicht über dem Stomodäum zwischen den beiden sackförmigen Schlundanlagen ausgespannt ist. Die übrigen Muskelzellen begeben sich in die Außenschicht der in

Entwicklung begriffenen Muskulatur des Pharynx (*aPnm*, Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 91). Vielleicht schließt sich noch die eine oder die andere Zelle dem Muskelringe des Prototrochs an, doch kann ich dieses nicht mit Sicherheit behaupten.

Die unteren Gruppen der äquatorialen Nervenzellen.

Die größeren Nervenzellen, welche am unteren Rande des präoralen Wimperkranzes vorkommen, sind, wie schon erwähnt, in drei Gruppen, zwei laterale und eine dorsale, angeordnet.

Die beiden lateralen Gruppen (*nvr*) befinden sich in der ventralen Körperhälfte und nehmen den Zwischenraum zwischen den Hirnconnectiven und den unteren, seitlichen Neuromuskelanlagen dieses Ringsystems ein. Meiner Beobachtung nach ist somit ihre Lage etwas anders, als es Kleinenberg dargestellt hat, nach dessen Angaben die betreffenden Elemente ganz auf der Bauchseite an den Hirnconnectiven gelegen sein sollen. Wahrscheinlich hat Kleinenberg diesen Zellgruppen Nervenzellen zugerechnet, die zwar den ersteren sehr ähnlich sind, thatsächlich aber dem zweiten Paare der subtrochalen Neuromuskelanlagen angehören. Die Zahl der einzelnen Zellen beträgt auf jeder Seite etwa fünf oder sechs (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 16 Fig. 88, 89).

Die gleiche Anzahl von Nervenzellen habe ich in der dorsalen Gruppe (*nvd*) vorgefunden, durch welche der mediane Rückennerv (*dn*) der unteren Hemisphäre mitten hindurchgeht. In Folge dessen erscheinen die Zellen mehr oder weniger deutlich symmetrisch gruppirt, worauf auch schon Kleinenberg hingewiesen hat (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 92, 95, 99).

Alle diese Nervenzellen sind unipolar. Für sie hat Kleinenberg mit Hilfe des Macerationsverfahrens nachgewiesen, dass ihre Fortsätze in den Ringnerven des Prototrochs eindringen und sich da in je zwei horizontale, in entgegengesetzter Richtung aus einander weichende Äste theilen. Das Eindringen der Nervenfortsätze in den Äquatorialnerv habe ich auch oft genug beobachtet; was aber weiter mit ihnen geschieht, kann ich nicht sagen, da ich sie nicht an Isolationspräparaten untersucht habe. Meinerseits hätte ich nur hinzuzufügen, dass die Zellfortsätze aus den lateralen Gruppen mir größtentheils gegen die Hirnconnective gerichtet zu sein schienen. Die Zellen aller drei Gruppen sind von mittlerer Größe oder noch etwas größer und haben einen runden Plasmakörper, der sich von

der umgebenden Ectodermschicht sehr scharf abhebt. Wenn sie quer durchschnitten sind, so erscheint ihr Protoplasma als schmaler, heller Ring, der den vollkommen runden Kern umgiebt, in welchem die charakteristische Anordnung der Chromatinkörperchen in einem Kreise um den Nucleolus deutlich hervortritt.

Die beschriebenen Nervenzellen stehen zum folgenden Ringsysteme in keiner directen Beziehung, obschon der untere Ringnerv auf der Rückenseite am abgerundeten Theile der dorsalen Zellen ganz dicht vorbeizieht (Taf. 16 Fig. 92). Eben so wenig habe ich irgend welche unmittelbaren Beziehungen dieser Elemente zu den benachbarten Neuromuskelanlagen erkennen können.

Die einzeln vertheilten Nervenzellen und kleinen Muskelanlagen.

Am Unterrande des Prototrochs findet man noch eine gewisse Anzahl kleinerer Nervenzellen, die nicht zu den eben beschriebenen drei Gruppen gehören, sondern ohne bestimmte Anordnung an der Peripherie zerstreut sind (Taf. 13 Fig. 37). Ihre Umrisse sind nicht besonders deutlich; sie scheinen bald nur einen, bald zwei entgegengesetzte Fortsätze zu haben und auch mit dem Äquatorialnerven in Verbindung zu stehen.

Möglicher Weise haben diese kleinen Nervenzellen irgend einen Bezug zu den Myoblasten, die hier im ganzen Umkreise an verschiedenen Stellen, jedoch unabhängig von den drei Paar größeren Neuromuskelanlagen, entstehen. Ganz ähnlich, wie wir das am oberen Rande des Wimperkranzes sahen, treten auch an dessen Unterrande Muskelzellen einzeln oder zu mehreren aus dem Ectoderm nach innen heraus. Diese Bildungsstellen repräsentiren eine Reihe sehr reducirter, kleiner Muskelanlagen, welche hauptsächlich da gelegen sind, wo sich in der primären Leibeshöhle die larvalen Längsmuskelstränge (4—6) befinden. Den letzteren schließt sich auch die Mehrzahl der auf diese Weise gebildeten Muskelzellen an. Außerdem aber schien es mir, dass hier noch einige Elemente des äquatorialen Muskelringes ihren Ursprung nehmen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 43).

Auf der Rückenseite der Trochophora, im Bereiche der oberen Enden des dorsalen Muskelpaares der unteren Hemisphäre (7), verlassen die Myoblasten das Ectoderm zu beiden Seiten des unpaaren Rückennerven (*dn*), also zwischen den Nervenzellen der medianen

Gruppe (*n.d*). Zusammen mit diesen Elementen, die ja eine deutliche Neigung zu symmetrischer Anordnung zeigen, stellen die noch im Ectoderm befindlichen, jungen Muskelzellen gewissermaßen ein dorsales Paar rudimentärer Neuromuskelanlagen vor, jedoch ohne Sinneszellen, welche früher vielleicht auch in diesen Anlagen vorhanden gewesen sein dürften (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 92, 95, 99).

Das System des unteren Nervenringes.

Als Grundlage dieses Systems erscheint der untere Ringnerv (*rnu*), der möglicher Weise nur unterhalb der Mundöffnung, wo seinen ventralen Abschnitt die beiden, sich in der Mitte begegnenden Stomodäalnerven (*VDn*) repräsentiren, nicht vollständig geschlossen ist. Außer den vier riesigen, unteren, multipolaren Nervenzellen (*uN.v*, *uN.d*), die bereits Kleinenberg bekannt waren, gehören hierher noch andere Zellen von verschiedener Größe, von denen die größten sich in zwei laterale Gruppen (*uN.l*, um die unteren Verlängerungen der Längsnerven des dritten Paares (*n³*) ansammeln. Außerdem befinden sich hier zwei Paar Neuromuskelanlagen, das eine auf der Bauchseite (*rnm*), das andere auf der Rückenseite (*dnm*) der Larve, und ferner wiederum, im ganzen Umkreise vertheilt, eine Reihe kleiner, ectodermaler Muskelbildungsherde (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40—44).

Die stomodäalen Neuromuskelanlagen.

Da die beiden ventralen, medianen Neuromuskelanlagen (*unmv*) rechts und links vom Munde den seitlichen Wänden des Larvenösophagus (*VD*) dicht anliegen und gleichzeitig mit dem ventralen Abschnitt der Ringbahn, d. h. mit den Vorderdarmnerven (*VDn*), in Verbindung stehen, so bezeichne ich dieselben als stomodäale.

Diese Anlagen scheinen ihrem Bau nach auch als provisorische Sinnesorgane zu functioniren. Ihr axiales Bündel von Sinneszellen tritt sehr schön hervor und ist von einigen birnförmigen Nervenzellen umgeben. Hier bilden sich Myoblasten, die sich an den Vorderdarm anlehnen und später der Muskulatur des Mundes den Ursprung geben. Ferner werden einige Muskelzellen nach oben an den Schließmuskel des Mundes abgegeben, der aus den Gabelästen des oberen, medianen Längsstranges (1 besteht, während andere

derartige Elemente sich dem benachbarten Muskelpaare (2) anschließen, das die Hirnconnective begleitet (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 89, 90, 96).

Die unteren, dorsalen Neuromuskelanlagen.

Seiner Lage nach entspricht dieses dorsale Anlagenpaar (*dnm*) den sog. rudimentären Rückenantennen der oberen Hemisphäre, indem es sich im Bereiche derselben Meridiane befindet. Auch liefern die beiden mit einander verglichenen Paare von Neuromuskelanlagen Myoblasten für dieselben Längsmuskeln (7), nämlich für die beiden medianen, dorsalen Stränge der unteren Halbkugel.

Nimmt man nun in Betracht, dass von den »Rückenantennen« her zwei Längsnerven herabsteigen, und dass Fortsätze der Sinnes- und Nervenzellen des unteren, dorsalen Anlagenpaares unter Vermittlung des unteren Ringnerven (*rnu*) oder auch direct in den unpaaren Rückennerven (*dn*) eindringen, so erscheint das Vorhandensein dieses Paares von Neuromuskelanlagen als ein weiteres Argument dafür, dass der mediane Dorsalnerv der unteren Hemisphäre wahrscheinlich aus der Vereinigung zweier, ursprünglich symmetrischer Längsstämme hervorgegangen ist.

Das Achsenbündel der in Rede stehenden Anlagen ist im Allgemeinen relativ wenig differenzirt, so dass es manchmal schwer fällt, die betreffenden Sinneszellen hier zu erkennen. Es sei noch bemerkt, dass diese beiden Neuromuskelanlagen innen stark nach oben geneigt sind, und dass in eben derselben Richtung auch die jungen Muskelzellen aus ihnen heraustreten, während die peripheren Enden der centralen Elemente die Körperoberfläche etwas unterhalb des Ringnerven erreichen (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 95, 97, 99).

Die Nervenzellen und kleinen Neuromuskelanlagen des unteren Ringnerven.

Vor Allem fallen hier die vier von Kleinenberg beschriebenen »Reflexzellen«, welche zu je einem Paare in der dorsalen und ventralen Körperhälfte gelegen sind, durch ihre Größe in die Augen. Bezüglich des letzteren Paares gab Kleinenberg an, dass es sich

seitlich von den lateralen Gruppen der »automatischen Zellen« des Prototrochnerven befinde.

Diese vier riesigen, multipolaren Nervenzellen (*uNv*, *uNd*), die mein Vorgänger schon bei der jüngsten Larve gesehen hat, sind den entsprechenden Elementen des zweiten, oberen Ringsystems sehr ähnlich, jedoch gewöhnlich bloß etwas kleiner. Meiner Beobachtung nach liegen sie tiefer nach unten als die drei Gruppen unipolarer Zellen des vorhergehenden Ringsystems und schließen sich dem unteren Ringnerven (*rnu*) von außen her an. Dabei sind die Zellen mit ihrem großen, dunklen Plasmakörper zum Theil in die Fasermasse dieses Nerven eingesenkt, in welcher auch ihre starken, in entgegengesetzter Richtung vom Zellkörper abgehenden, horizontalen Fortsätze verlaufen.

Von den übrigen Ausläufern der vier multipolaren Zellen, vermittels welcher nach Kleinenberg's Vermuthung eine Verbindung mit dem Äquatorialnerven und vielleicht auch mit den »automatischen« Nervenzellen hergestellt werde, habe ich mit Sicherheit nur noch je einen unteren Fortsatz der beiden ventralen Zellen (*uNv*) verfolgen können. Er steigt in den Hirnconnectiven bis zu der Stelle herab, wo sich diese in die Bauch- und Seitennerven spalten. Dennoch halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die besagten Zellen auch nach oben gerichtete Fortsätze besitzen, die innerhalb eben derselben Längsstämme den Prototrochnerven erreichen. Dafür spricht auch die Lage dieser Elemente, welche ich etwas anders finde, als sie Kleinenberg bezeichnete: ich habe dieselben stets etwas mehr ventral genau an der Stelle gesehen, wo der untere Ringnerv (*rnu*) die Hirnconnective (*Sc*) kreuzt, und wo aus den letzteren seine medianen Verlängerungen, d. h. die beiden Stomodäalnerven (*VDn*), heraustreten (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 93).

Die Lage der beiden dorsalen Zellen (*uNd*) hat Kleinenberg zutreffend geschildert. Sie liegen auf der Rückenseite der Trochophora, in recht bedeutendem Abstande von der Mittellinie und von den dorsalen Neuromuskelanlagen (*dnm*). An ihrer Innenseite durchsetzen die Verlängerungen der Nerven des fünften Paares (n^5) den unteren Nervenring. Dieser Umstand spricht wiederum zu Gunsten der Vermuthung Kleinenberg's, dass auch das dorsale Paar »Reflexzellen« außer ihren horizontalen Fortsätzen noch vertikale Ausläufer besitzen und durch dieselben mit dem Ringnerven des Prototrochs in Verbindung stehen könnte. Meinerseits möchte ich

noch hinzufügen, dass mir auch das Vorhandensein unterer, in den Nerven des fünften Paares zu den Seitennerven herabsteigender Fortsätze sehr wahrscheinlich erscheint. Die Zellen liegen eben genau an denselben Meridianen, wie die bezeichneten Längsnerven, innerhalb welcher ihre vertikalen Ausläufer die Systeme sowohl höher als auch tiefer gelegener, horizontal verlaufender Nervenbahnen erreichen könnten (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 16 Fig. 94).

Abgesehen von den eben beschriebenen Elementen ist das untere Ringsystem noch mit einer recht ansehnlichen Anzahl anderer Nervenzellen (*nz*) versehen. Dieselben sind ebenfalls vorwiegend bipolar und mit gegenständigen, horizontalen Fortsätzen, die sich den Fasern des unteren Ringnerven beigesellen, ausgestattet. Dem letzteren liegen diese Zellen entweder von oben oder von unten, sowie auch von außen her an verschiedenen Stellen des Umkreises an. Sie kommen hier sowohl vereinzelt, als auch in kleine Gruppen vereinigt vor und halten sich dabei besonders an die absteigenden Längsnerven und die larven Längsmuskelstränge. Hiernach ist die Annahme zulässig, dass manche dieser Zellen auch noch vertikale Fortsätze besitzen dürften.

Die Größe der in Rede stehenden Elemente ist verschieden. So kann man z. B. in der Nachbarschaft der ventralen, multipolaren Zellen (*uNvr*) stets einige größere Nervenzellen vorfinden. Ganz besonders aber treten in Folge ihrer Dimensionen diejenigen Nervenzellen hervor, welche um die Längsnerven des dritten Paares (n^3) angesammelt sind und hier zwei laterale Gruppen (*uNl*) bilden. Die größten von ihnen liegen dem unteren Ringnerven oben an, so dass gerade über diesen Zellen sich die unteren, lateralen Neuromuskelanlagen (*Unml*) befinden, zu denen sie vielleicht durch aufsteigende Fortsätze in engeren Beziehungen stehen (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 16 Fig. 90, 93, 94).

Im Bereiche des ganzen unteren Ringsystems entsteht eine ziemlich bedeutende Menge junger Muskelzellen. Dort, wo keine größeren Anlagen vorhanden sind, entwickeln sich dieselben einfach im Ectoderm, neben und zwischen den zahlreichen Nervenzellen des unteren Ringnerven, so dass auch in diesem Systeme eine ganze Reihe kleiner Neuromuskelanlagen zu beobachten sind, die eines axialen Bündels von Sinneszellen entbehren.

Die Muskelzellen werden an die verschiedenen Längsmuskeln abgegeben, wesshalb die letzteren auch hier, auf der Höhe des

unteren Nervenringes, am Ectoderm befestigt erscheinen. Ferner bildet sich aus einem Theile der hier entstehenden Myoblasten ein deutlich unterscheidbarer, unterer Muskelring (*urm*), der den entsprechenden Ringnerv begleitet. Derselbe ist, wie der letztere, vielleicht ebenfalls bloß in der ventralen Medianebene, unterhalb der Mundöffnung, unterbrochen. Schließlich wäre noch zu erwähnen, dass an dieser Stelle, wie auch in den übrigen Systemen, eine gewisse Anzahl von Myoblasten zu keinen concreten Muskeln zusammentreten, sondern sich an der Innenseite des Ectoderms vertheilen und einer lockeren, diffusen Schicht subdermaler Ringmuskelfasern den Ursprung geben.

Das System der Seitennerven.

Bei der obigen, cursorischen Übersicht der Nervenbahnen der unteren Hemisphäre habe ich die allgemeineren secundären Umwandlungen angedeutet, in Folge deren bei der Larve von *Lopadorhynchus* die Seitennerven anfangs einen horizontalen Verlauf haben und erst später zu wirklichen Längsstämmen werden, welche Bedeutung ihnen morphologisch, d. h. in Hinblick auf ihre Lagebeziehungen zum postoralen Theile des sich entwickelnden Rumpfes, eigentlich während der ganzen Zeit ihres Bestehens, zukommt. Andererseits habe ich darauf hingewiesen, dass in den Lateralnerven möglicher Weise Theile von verloren gegangenen Ringleitungsbahnen enthalten sein könnten. In Anbetracht der Möglichkeit einer derartig zwiefachen, morphologischen Natur bietet uns das System dieser Nerven ein besonderes Interesse, und das um so mehr, als die zu demselben gehörigen Neuromuskelanlagen ebenfalls einen ähnlichen, zwiefachen Charakter beurkunden, wodurch die eben erwähnte Vermuthung noch an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Von den hierher gehörigen Neuromuskelanlagen begleitet ein Theil (*lnm*) die beiden Seitennerven (*ln*) ihrer ganzen Ausdehnung nach und lehnt sich ihnen von unten her an. Dicht an einander gefügt, bilden dieselben auf jeder Seite des Körpers eine ununterbrochene Reihe von Anlagen längs den Seitenrändern der Bauchplatten (*Bp*) und stellen topographisch Bestandtheile der letzteren vor. Außerdem aber ist hier noch ein Paar anderer Neuromuskelanlagen (*lnmo*) von gewöhnlichem Typus vorhanden, und diese schließen sich den lateralen Nervenstämmen von oben her an (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

Die oberen Neuromuskelanlagen der Seitennerven.

In etwas jüngeren Larvenstadien, als das von uns betrachtete, ist an der oberen Seite der Lateralnerven (*ln*) ein Paar kleiner Neuromuskelanlagen (*lnmo*) zu erkennen, welches in dem Zwischenraume zwischen den unteren Enden der Hirnconnective (*Sc*) und den unteren Verlängerungen der Nerven des dritten Paares (n^3) gelegen ist; somit befindet es sich ungefähr auf gleichem Niveau mit der ersten Commissur (cm^1) des larvalen Rumpfnervensystems (Taf. 14 Fig. 39, 42).

Zu den Bestandtheilen dieser Anlagen gehören je zwei oder drei kleinere, birnförmige Nervenzellen an der Oberseite eines spindelförmigen Bündels von axialen Elementen. Unter den letzteren sind keine deutlich differenzirten Sinneszellen zu unterscheiden; dennoch reicht ein Theil der Achsenzellen, deren Zahl hier überhaupt nur eine sehr beschränkte ist, bis dicht an die äußere Körperoberfläche, und außerdem schien es mir, als wenn die Innenfortsätze einiger dieser Zellen in die Seitennerven eindringen. Der Achsentheil der beiden Anlagen ist schräg nach unten gegen die Bauchplatten (*Bp*) gerichtet, so dass die hier entstehenden Muskelzellen (*mz*) auf die Innenfläche der letzteren gelangen (Taf. 17 Fig. 102). Ein anderer Theil solcher Zellen schließt sich dagegen, wenn ich nicht irre, den longitudinalen Muskelsträngen des ersten oder zweiten Paares (2 oder 3) an, die sich hier in nächster Nachbarschaft mit ihren unteren Wurzeln an die Seitenränder der Bauchplatten anheften. Die eben betrachteten Anlagen differenziren sich überhaupt äußerst wenig und verschwinden bald vollständig.

Das Vorhandensein solcher, wenn auch nur rudimentärer Neuromuskelanlagen an der oberen Seite der Lateralnerven scheint mir von besonderer Bedeutung zu sein. Wie wir sahen, befinden sich diese Gebilde in der Nähe der unteren Enden der Hirnconnective, etwa dort, wo die Seiten- und Bauchnerven aus einander weichen, und wo zugleich auch Fasern der ersten larvalen Quercommissur herantreten. Außerdem aber habe ich bereits angedeutet, dass die Seitennerven noch eine Reihe ihnen von unten anliegender Neuromuskelanlagen besitzen, welche die lateralen Randpartien der Bauchplatten bilden. Indem ich die letztgenannten Anlagen als specifisch den lateralen Längsstämmen zukommende Gebilde auffasse, komme ich zu dem Schlusse, dass das obere Paar Neuromuskelanlagen der Seitennerven ursprünglich wahrschein-

lich gar nicht diesen larvalen Nervenbahnen, sondern einem besonderen, unteren Ringnerven angehörte, von welchem bloß der ventrale Abschnitt sich in Gestalt einer Quercommissur des larvalen Rumpfnervensystems erhalten hat.

Der vermuthete Ringnerv wäre also der zweite in einer Serie von unteren Nervenringen gewesen. Als sich nun dessen partielle Verschmelzung mit den sich ihm von unten her annähernden Seitennerven nach Vollendung von deren allmählichem Übergange aus ihrer ursprünglich vertikalen in die horizontale Lage vollzog, gelangte ein Paar der diesem zweiten, unteren Ringnerven angehörigen Neuromuskelanlagen, und zwar das laterale Paar, in directe Beziehung zu den Seitennerven, denen es sich eben von oben her anschließen musste. Ein anderes, ventrales Paar solcher Anlagen (*cnm*[1]) finden wir an dem übrig gebliebenen Abschnitt des hypothetischen Ringnerven, welcher die erste Quercommissur repräsentirt; wir werden es weiter unten näher in Augenschein nehmen.

Die lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Den ganzen Seitenrändern der Bauchplatten (*Bp*) entlang befinden sich zwei Reihen birnförmiger Nervenzellen, deren Fortsätze in die Lateralnerven (*ln*) eindringen. Diese Zellen, die im Allgemeinen eine mittlere Größe haben, sind vorn am größten und hier sehr oft zu je zwei über einander angeordnet; nach hinten werden sie allmählich kleiner und sind dann schließlich schwerer von den Elementen des umgebenden Ectoderms zu unterscheiden (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

Wie bereits erwähnt, müssen die lateralen Randelemente der Bauchplatten, welche jederseits eine Reihe allem Anscheine nach gesonderter, aber bloß dicht an einander gereihter Anlagen (*lnm*) vorstellen, ebenfalls dem System der Seitennerven zugezählt werden. Obgleich diese Gebilde dem übrigen Theile der Bauchplatten dicht anliegen, so sind sie dennoch derart durch den histologischen Charakter ihrer Elemente unterschieden, dass sie in ihrer Gesammtheit sowohl an Totopräparaten, als auch an Horizontalschnitten als ein Paar schmaler, dunkler, bogenförmiger, scharf abgegrenzter Zellstreifen sofort deutlich erkennbar sind.

In dem von uns betrachteten Stadium sind die sog. Muskelplatten Kleinenberg's, d. h. die Mesodermstreifen (*M*), ihrer ganzen

Länge nach von der Außenschicht der Bauchplatten gesondert und haben sich bereits in zwei Reihen solider Somite gegliedert; nur mit ihren äußersten, hinteren Enden (*MP*) stehen sie noch mit dem Ectoderm in unmittelbarer Verbindung. Auf Frontalschnitten, welche die untere, horizontale Leibeswand der Trochophora und somit auch die Bauchplatten quer durchschneiden, erscheint im Bereich der letzteren das Ectoderm bedeutend verdickt, so dass es hier zwei breite, nach innen vorgewölbte Längswülste bildet. In der Mitte dieser beiden, longitudinalen Verdickungen senkt sich die Körperoberfläche jederseits in Form einer seichten Längsrinne ein, in welcher die dünnen, peripheren Enden aller hierher gehöriger Ectodermelemente in radiärer Anordnung zusammentreten. Alle Zellen sind hier dünn und in die Länge gestreckt; die längsten von ihnen befinden sich gerade über der Rinne und nehmen somit die Mittellinie der Ectodermwülste ein, während nach beiden Seiten hin die Elemente allmählich kürzer werden. Im mittleren Abschnitt der Bauchplatten, wo das Gewebe im Allgemeinen heller erscheint, haben sich die Zellen bereits in bestimmte Längsstreifen oder Gruppen angeordnet, welche den Anlagen des Bauchmarks (*gB*), den Borstensäcken (*bo*) und den hämalen Parapodialcirren (*hci*) entsprechen. Die neuralen Cirrenanlagen differenziren sich erst später. Die äußersten Bauchplattenelemente, die sich auf beiden Seiten des Körpers dicht über, resp. nach außen von den hämalen Cirrenanlagen befinden, stellen nun jene besonderen Gebilde vor, die meiner Ansicht nach dem System der Seitennerven angehören (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

In diesen lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten (*lnm*) sind die Elemente gleichfalls dünn und gestreckt, aber kürzer als die Zellen der mittleren Plattentheile. Ihre Innenenden sind nach oben gerichtet und zugleich nach rechts oder links hin von der Sagittalebene abgewandt, je nachdem, auf welcher Seite der Larve die betreffenden Anlagen gelegen sind. Ein Theil dieser Zellen zeichnet sich durch länglich ovale, ziemlich helle Kerne aus und stößt direct an die Seitennerven an, in die ihre fadenförmigen, proximalen Ausläufer eintreten, während die dünnen, distalen Enden die Körperoberfläche an der lateralen Grenze der beiden rinnenförmigen Integumentvertiefungen erreichen. Diese Elemente haben allem Anscheine nach die Bedeutung von Sinneszellen. Die übrigen Zellen der Anlagen sind durch stark gestreckte und meist ganz dunkle Kerne gekennzeichnet; sie schließen sich den eben

beschriebenen Elementen hauptsächlich auf der Seite der hämalen Parapodialcirren dicht an, kommen jedoch auch auf der Außenseite, also am Lateralnerven vor. Sich allmählich nach innen vordrängend, verlassen diese Zellen nach und nach das Ectoderm und verwandeln sich in primäre Muskelelemente. Unmittelbar oberhalb, d. h. lateralwärts von den Randelementen der Bauchplatten ziehen sich die beiden Reihen der erwähnten Nervenzellen hin, die mit den Seitennerven in directer Verbindung stehen (Taf. 17 Fig. 101—106, 111, 115, 116).

Alle eben aufgezählten Elemente zusammengenommen stellen nun meiner Meinung nach typische Neuromuskelanlagen vor, deren sensorielle Achsenbündel jederseits bis zu vollständiger, gegenseitiger Berührung in der Längsrichtung serial an einander gefügt sind. Die einzelnen Organe, aus welchen sich die Randstreifen der Bauchplatten zusammensetzen, wirklich zu unterscheiden, gelang mir nicht, so dass mir ihre Beziehungen zur entstehenden Metamerie des Rumpfabschnittes unbekannt geblieben ist. Allein, dass wir es hier nicht mit einem Paare langer, continuirlicher Gebilde, sondern mit zwei Längsreihen larvaler Sinnesorgane zu thun haben, in denen zugleich primäre Muskelzellen producirt werden, das lässt sich bis zu einem gewissen Grade aus der Anordnung der zugehörigen Nervenzellen erschließen, denn dieselben folgen auf einander von vorn nach hinten, anfangs zu je zweien und weiter einzeln, in kleinen, ziemlich regelmäßigen Intervallen.

Die lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten entstehen sehr früh und verschwinden wahrscheinlich zusammen mit den Seitennerven zur Zeit der endgültigen Larvenmetamorphose. Im Verlauf dieser recht langen Periode ihres Bestehens geben sie einer ansehnlichen Menge von Myoblasten den Ursprung, von denen einer ziemlich bedeutenden Anzahl eine hervorragende Rolle bei der Segmentirung des Rumpfes zukommt. Die Anlagen verlassend, drängen sich diese jungen Muskelzellen sowohl zwischen die Mesodermstreifen und das Bauchplattenectoderm, als auch besonders zwischen die einzelnen Mesodermsomite ein und gelangen theilweise auch auf die proximale Oberfläche der letzteren. Außerdem wird ein gewisser Theil der bezeichneten Myoblasten beim Wachsthum und zur Verstärkung der primären Längsmuskelstränge der Larve (2—6) verwandt, deren untere Endverzweigungen mit ihren Wurzelfasern in die Seitenränder der Bauchplatten eingesenkt erscheinen.

Die beiden Reihen der betrachteten Gebilde (*lnm*) begleiten die Seitennerven *ln* bis zu deren Vereinigung mit den Bauchnerven *vn*, wo sie mit den ersteren zusammen die abgerundeten Hinterenden der Bauchplatten umgeben, die von den terminalen, im Ectoderm steckenden Wucherungsherden der Mesodermstreifen (*MP*) eingenommen werden, und gehen dann ohne Unterbrechung in zwei ähnliche, mediale Reihen von Neuromuskelanlagen (*vnm*) über, die dem System der Bauchnerven angehören (Taf. 14 Fig. 39; Taf. 17 Fig. 107—110, 112).

Das System der Bauchnerven.

Außer den eben erwähnten medialen Reihen von Neuromuskelanlagen (*vnm*), welche die ventralen Ränder der Bauchplatten ihrer ganzen Länge nach einnehmen, gehören hierher noch die Anlagen des definitiven Rumpfnervensystems, also des Bauchmarks, das in Gestalt eines Paares longitudinaler Ganglienleisten (*gB*) dicht neben jenen larvalen Gebilden angelegt wird (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

Die ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Schon Kleinenberg hatte das Vorhandensein besonderer, larvaler Sinnesorgane an den medialen Rändern der Bauchplatten constatirt. Da er jedoch die Bauchnerven nicht gesehen und außerdem nicht bemerkt hatte, dass hier zugleich primäre Myoblasten entstehen, so konnte er zu keiner klaren Vorstellung von diesen Gebilden gelangen. An verschiedenen Stellen seiner Darstellung der Entwicklung und weiteren Differenzirung der Bauchplatten finden wir die folgenden, sich auf jene Organe beziehenden Angaben.

In einem sehr jungen Stadium, welches demjenigen unmittelbar vorausgeht, in welchem die sog. Muskelplatten erscheinen, beschreibt Kleinenberg zwei ventral mediale Reihen kleine Büschel bildender, unbeweglicher Sinneshärchen. Dabei betont er es ausdrücklich, dass diese Härchenreihen keine »ununterbrochenen, ventralen Leisten zu den Seiten der Mittellinie« vorstellen, sondern wirklich »isolirte Büschel« sind, die freilich gegenwärtig so nahe hinter einander gereiht stehen, dass bloß äußerst schmale Zwischenräume sie an der gegenseitigen Berührung hindern«. Annehmend, dass einem jeden dieser Büschel nur eine einzige, in der Tiefe der Ectodermschicht steckende Zelle entspreche, fügt Kleinenberg dann hinzu: »Man

wird wohl nichts dagegen haben, wenn ich jedes der Haarbüschelchen mit der dazu gehörigen Zelle für ein primitives Sinnesorgan nehme.«

An einer anderen Stelle, wo von der »inneren Entwicklung des äußeren Blattes« der Bauchplatten die Rede ist, berichtet Kleinenberg, dass »zu den Seiten der Mittellinie zwei Reihen von Ganglienzellen hinziehen«, welche, ebenfalls durch kleine Zwischenräume getrennt, von hinten nach vorn nach einander auftreten. Sie liegen »medianwärts und später unter den einander zugekehrten Rändern der Platten«, und »ihr Hauptfortsatz dringt in die Bauchplatte dort ein, wo das neurale Blatt mit dem muskulösen verschmilzt — es ist nicht festzustellen, ob er in dem einen oder dem anderen oder in beiden endigt«.

Etwas weiter lesen wir Folgendes: »Von der compacten Platte, die seitlich scharf vom übrigen Ectoderm abgegrenzt ist, löst sich nur eine kleine Zellengruppe etwas ab: dicht an der äußeren Oberfläche unter jedem Haarbüschel der Sinnesorgane stößt man auf dieser Entwicklungsstufe immer auf einige wenige Zellen, deren centrale Enden in die Neuralplatte eintreten.«

Zu alledem wäre noch hinzuzufügen, dass Kleinenberg die erwähnten Büschel von Sinneshärchen auch noch auf Schnittbildern von bedeutend älteren Larvenstadien abbildet, was für mich besonders wichtig ist, da ich diese zarten Härchen selbst nicht gesehen habe, denn sie blieben bei der von mir angewandten Conservirungsmethode leider niemals erhalten.

Aus dem Vorhergehenden sind die allgemeinen Lagebeziehungen der in Rede stehenden Gebilde (*rum*) zur Genüge ersichtlich. Ich habe nur noch zu ergänzen, dass die beiden Reihen von Anlagen nebst den zugehörigen Nervenzellen sich bis zu den Vorderenden der Bauchplatten fortsetzen, wo die letzteren durch das zwischenliegende Bauchschild (*Bs*) ein wenig nach rechts und links aus einander geschoben werden (Taf. 14 Fig. 39, 40—43).

Eben so wie die lateralen, sind auch die ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten schon an Totopräparaten und auf Flächenschnitten von der Unterseite der Trochophora sehr gut erkennbar; sie erscheinen hier gleichfalls in Gestalt zweier dunkler, schmaler Zellstreifen, welche die Bauchplatten medial begrenzen. In ihrem Baue zeigen die verglichenen Anlagenreihen genau dieselben Verhältnisse, nur mit dem einzigen Unterschiede, dass in den ventralen Randorganen (*rum*) die einzelnen Componenten in Bezug zur

Sagittalebene in umgekehrter Reihenfolge angeordnet sind. Von der Mittellinie nach außen hin finden wir hier zunächst die birnförmigen Nervenzellen (*nz*), und dann folgen die Achsenbündel der einzelnen, in longitudinaler Richtung dicht an einander gereihten Anlagen. Innerhalb der letzteren unterscheiden wir wiederum hellkernige Sinneszellen, deren Innenfortsätze, wie auch die Ausläufer der Nervenzellen, diesmal in die Bauchnerven (*vn*) eindringen, und junge, jene umgebende Myoblasten (*mz*), die nach und nach aus dem Ectoderm in die primäre Leibeshöhle vorrücken (Taf. 17 Fig. 100—107. 111, 115).

Dass diese serialen Neuromuskelanlagen, welche die medialen Randpartien der Bauchplatten einnehmen, wirklich die Bedeutung von larvalen Sinnesorganen haben, beweist am besten das von Kleinenberg constatirte Vorhandensein jener Büschel unbeweglicher Sinneshärchen an der äußeren Körperoberfläche. Außerdem weist diese Anordnung der Härchen in concrete Büschel direct darauf hin, dass die beiden Längsreihen thatsächlich aus gesonderten Einzelorganen bestehen, wie man das übrigens auch auf Sagittalschnitten recht deutlich erkennen kann. Hier erscheinen die einzelnen, ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten nicht nur gegen einander abgegrenzt, sondern zugleich auch streng metamer, indem sie in ihrer Anordnung den segmentalen Mesodermsomiten entsprechen (Taf. 17 Fig. 109, 110).

Im Hinblick auf die volle Übereinstimmung, welche die lateralen Randorgane der Bauchplatten in allen übrigen Structurverhältnissen, mit den entsprechenden ventralen Gebilden aufweisen, wird nun die Annahme zulässig, dass die ersteren auch ein gleiches Verhalten zur entstehenden Körpermetamerie haben möchten.

Da das Ectoderm der Bauchplatten nachher ventral sehr stark an Dicke zunimmt, so haben die in den medialen Randanlagen (*rmm*) entspringenden Muskelzellen in älteren Larvenstadien einen weit größeren Weg zurückzulegen, um in die primäre Leibeshöhle zu gelangen, als das im Bereich der Seitenränder (*lmm*) der Bauchplatten der Fall ist (Taf. 17 Fig. 115). Dabei bleiben jedoch die Ventralnerven (*vn*) nebst den birnförmigen Nervenzellen (*nz*) stets in relativ geringem Abstande von der äußeren Körperoberfläche zurück, wesshalb denn auch die Sinneszellen ihre ursprüngliche Länge ungefähr beibehalten.

Was nun die Thätigkeitsperiode dieser Anlagen betrifft, so erweist sich dieselbe auch als ziemlich lang, aber dennoch immerhin

von kürzerer Dauer als bei den lateralen Randorganen (*lnm*). Die letzteren lassen sich nämlich noch sehr gut zu einer Zeit erkennen, wenn die ersteren bereits verschwunden sind. Noch bevor die Streckung des Rumpfabschnittes der Larve eingetreten ist, werden die ventralen Randneuromuskelanlagen zusammen mit den Bauchnerven und den zugehörigen Nervenzellen von der gangliösen Zellmasse der beiden Bauchmarkhälften (*gB*) umwuchert und vollkommen eingehüllt. Was weiter hier vorgeht, ist mir unbekannt geblieben; nur habe ich bemerkt, dass die birnförmigen Nervenzellen (*nz*), deren Kern ganz hell wird, sich am längsten erhalten. Von außen her tritt dann an diese Zellen ein schmaler Spalt heran, welcher die Stelle markirt, wo sich über den Bauchnerven und ihren primären Sinnesorganen die Ganglienleisten der Bauchmarkanlagen von oben her gleichsam übergewälzt haben (Taf. 17 Fig. 116). Dieser Process erinnert lebhaft an jene Erscheinung, die wir bei der späteren Entwicklung des Gehirns kennen gelernt haben, wo ebenfalls einige größere, larvale Nervenzellen sehr lange innerhalb der allgemeinen, gangliösen Hirnmasse erhalten bleiben und dort durch ihren großen, blassen Kern besonders in die Augen fallen.

Die beschriebenen Anlagen liefern eben so wie die entsprechenden lateralen Organe eine große Anzahl primärer Myoblasten, welche sich ihrerseits an der Innenfläche der Larvenhaut und um die Mesodermsomite herum gruppiren, indem sie sich den letzteren distal oder proximal anlehnen oder zwischen dieselben eindrängen.

Die Bauchmarkanlagen.

Die beiden ectodermalen Zellstreifen (*gB*) der Bauchplatten, welche an die ventralen Randneuromuskelanlagen (*vnm*) unmittelbar angrenzen, geben, wie gesagt, den beiden Hälften des Bauchmarks den Ursprung. Diese Ganglienleisten beginnen hinten dicht vor jener Stelle, wo die Mesodermstreifen (*M*) mit ihren Hinterenden (*MP*) im Ectoderm stecken, und erstrecken sich nach vorn bis an den Vorderrand der Bauchplatten. Vorläufig ist an ihnen der Länge nach noch keine Gliederung zu erkennen, doch sieht man in ihrem Bereiche an der Innenfläche des Ectoderms schon die nach vorn allmählich stärker werdenden Längsfasermassen der beiden Bauchmarkconnective (*Bc*). Längs der medialen Kante der Ganglienleisten verlaufen die Ventralnerven (*vn*), sich deren Gewebe fest anschmiegend; sie stehen unter einander und mit den Seitennerven durch

die beiden ersten larvalen Quercommissuren (*cm*^{1}, *cm*^{2}) in Verbindung. Außerdem ist noch, wie wir oben sahen, ein Paar hinterer Querbrücken vorhanden, die bloß die genannten Längsstämme derselben Seite unter einander verbinden, median aber unterbrochen sind (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

Die Zellen der Ganglienleisten (*gB*) sind sehr hoch. Ihre hellen, ovalen Kerne, die einen deutlichen Nucleolus und eine gewisse Anzahl kleiner Chromatinkörperchen enthalten, befinden sich auf verschiedener Höhe, so dass das Gewebe bei oberflächlicher Betrachtung den falschen Eindruck eines mehrschichtigen Epithels hervorruft. Die fadenförmigen Innenfortsätze der einzelnen Zellen gehen in Nervenfasern über, die in der Mitte der betreffenden Leiste an der inneren Grenze der Ectodermschicht zusammentreten und größtentheils nach vorn umbiegen, wodurch auf jeder Seite ein Längsfaserstrang (*Bc* zu Stande kommt. Auf die Weise entstehen die Bauchmarkconnective, wie das auch KLEINENBERG bereits richtig dargestellt hatte; jedoch beginnt dieser Entwicklungsvorgang meinen Beobachtungen nach viel früher, als es mein Vorgänger angegeben hat (Taf. 17 Fig. 111). Am Vorderrande der Bauchplatten stoßen die bezeichneten Längsfaserstränge auf die Bauchnerven und setzen sich innerhalb derselben aufwärts bis in die absteigenden Enden der Hirnconnective hinein fort.

Alle Zellen, welche nach innen die centralen Nervenfortsätze aussenden, reichen auf diesem Entwicklungsstadium mit ihren distalen Enden noch bis an die äußere Körperoberfläche. Besonders deutlich tritt dieses Verhalten an Macerationspräparaten hervor, wie auf Fig. 62 der KLEINENBERG'schen Arbeit ersichtlich ist; auch ich habe mich hiervon mehrfach selbst überzeugt, indem ich die Elemente der Ganglienleisten nach der von KLEINENBERG empfohlenen Isolationsmethode untersuchte. KLEINENBERG hatte somit vollkommen recht, wenn er behauptete, dass die Elemente der Bauchmarkanlagen anfangs, während der ersten Faserbildung, »nicht centrale von der Oberfläche ausgeschiedene Nervenzellen seien, sondern »ihren morphologischen Charakteren nach als Epithelien, physiologisch als Sinneszellen zu betrachten sind«. Heut zu Tage bezeichnet man solche Gewebe als Neuroepithelien.

In jüngeren Stadien, wo noch keine deutlichen Bauchmarkconnective vorhanden sind, und wo die beiden Ganglienleisten (*gB*) erst aus zwei bis drei Reihen neuroepithelialer Zellen bestehen, sind die proximalen Fortsätze der letzteren, zum Theil wenigstens,

medianwärts gerichtet und dringen in die Bauchnerven (*vn*) ein (Taf. 17 Fig. 101, 102, 106). Dasselbe scheint auch später noch, obschon in beschränktem Maße, der Fall zu sein, nur dass dieses Verhalten dann wegen der dichteren Gedrängtheit der zahlreicher gewordenen Elemente weniger klar zu Tage tritt. Solche directe Beziehungen, wenn auch nur eines Theiles der Ganglienleistenzellen zu den larvalen Bauchnerven, weisen nun meiner Meinung nach auf eine genetische Abhängigkeit der Bauchmarkanlagen von den ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten hin.

Nachher, wenn die Cölombildung in den Mesodermsomiten begonnen hat, macht sich innerhalb der allgemeinen Zellmasse der Ganglienleisten (*gB*) eine Sonderung in eine tiefere und eine oberflächliche Lage bemerkbar (Taf. 17 Fig. 115). Ein Theil der Elemente rückt nämlich in die Tiefe und gruppirt sich um die Fasermasse der Connective (*Bc*); dabei runden sich ihre Zellkerne ab und werden etwas dunkler; wir erhalten auf diese Weise echte Nervenzellen, wie sie auch im fertigen Bauchmark wiederzufinden sind. Die übrigen Elemente, deren distale Zellenden, dicht zusammengefügt, sich an die peripheren Theile der Sinneszellen der ventralen Randneuromuskelanlagen (*vnm*) unmittelbar anlehnen, reichen seitlich neben den letzteren noch immer bis an die äußere Körperoberfläche. Daher glaube ich, dass wir das Neuroepithel, aus welchem sich das definitive Bauchmark bildet, als Ganglienanlagen betrachten müssen, die in ursächlichem Zusammenhange mit den larvalen, ventralen Randsinnesorganen der Bauchplatten entstehen und diesen somit genetisch angehören.

Es würde sich demnach hier in modificirter Form ungefähr dasselbe abspielen, was wir in der oberen Hemisphäre bei der Bildung des Gehirns aus Elementen von Ganglienanlagen gesehen haben, die den verschiedenen, im Entstehen begriffenen Kopfantennen, sowie den Nacken- und Scheitelwimperorganen angehören. Dort jedoch entwickelt sich ein Theil der aufgezählten Organe weiter und geht in die definitive Organisation des ausgebildeten Thieres über, während die larvalen Sinnesorgane, die das Entstehen des Bauchmarks bedingen, nachträglich verschwinden.

In allgemeinen Zügen hatte schon Kleinenberg auf die eben angedeutete Analogie der Vorgänge hingewiesen, die bei der Entwicklung des Gehirns und des Bauchmarks in Erscheinung treten.

»Es ist nicht zu verkennen«, sagte er, »dass diese Sonderungsvorgänge große Übereinstimmung zeigen mit dem, was auf der Umbrella geschieht, um die Bildung des Kopfganglions einzuleiten. Hier wie dort entstehen zuvörderst vereinzelte und vergängliche Ganglienzellen, vergängliche Sinnesorgane und ein vergängliches Stütz- oder Skeletgewebe. Die zeitliche Ordnung der Differenzirungen ist in beiden Körperabschnitten wohl nicht dieselbe, und die Sinnesorgane haben verschiedene Natur, allein das dürfte für allgemeinere Betrachtungen von untergeordneter Bedeutung sein.«

In den Hinterenden der Ganglienleisten (*gB*) sind die Elemente bedeutend größer, erreichen aber doch noch nicht die Dimensionen derjenigen Zellen, aus denen sich die benachbarten, im Ectoderm steckenden Wucherungsherde der »Muskelplatten«, d. h. der Mesodermstreifen (*MP*), zusammensetzen. Die Zellen dieser beiden Gebilde sind auch noch durch andere Merkmale gekennzeichnet, worüber weiter unten genauer berichtet werden soll, so dass sich die zweierlei Anlagen selbst in den jüngsten Larvenstadien schon gut unterscheiden lassen (Taf. 17 Fig. 105—108). Mit einem Worte, es giebt hier keine derartigen gemeinsamen Anlagen für die definitiven nervösen und contractilen Gewebe, wie sie Kleinenberg an den Hinterenden der Bauchplatten beschrieben hat. Die gegenseitige Abgrenzung der Bildungsherde dieser Gewebsarten tritt später natürlich noch viel deutlicher hervor (Taf. 17 Fig. 109, 110), indem sich nämlich zwischen ihnen jene hinteren, nervösen Querbrücken (*n**) trennend einschieben, welche die Bauch- und Seitennerven einer jeden Seite mit einander verbinden.

Die Elemente der Ganglienleisten vermehren sich sehr stark nicht bloß an den Hinterenden, sondern auch auf der ganzen Strecke, welche die Bauchmarkanlagen einnehmen; dabei theilen sich nur diejenigen Zellen, welche, bis an die Körperoberfläche heranreichend, ein Neuroepithel bilden. Diese Erscheinung lässt sich sehr lange beobachten, sogar noch, wenn die beiden Bauchmarkhälften bereits recht ansehnliche Dimensionen erreicht haben, da auch dann noch die äußersten, seitlichen Elemente derselben überall ihre peripheren Zellenden beibehalten, welche, dicht an einander gefügt, an den medialen Randtheil der rinnenförmigen Bauchplatteneinsenkung herantreten (*gB*, Taf. 17 Fig. 116).

Wie sich die erst sehr spät eintretende Gliederung der Bauchmarkanlagen in metamere Ganglienpaare vollzieht, habe ich nicht näher untersucht.

Auch die Entwicklung der Bauchmarkcommissuren habe ich nicht genau genug verfolgt, um zur Darstellung KLEINENBERG's, nach welcher dieselben ebenfalls recht spät, nämlich nach dem Zusammenrücken der Bauchplatten in der Medianebene, entstehen sollen, etwas Neues hinzufügen zu können. Es bilden sich diese Querbrücken in der Weise, dass ein Theil der fadenförmigen Innenfortsätze der Neuroepithelzellen in transversaler Richtung von beiden Seiten her einander entgegenwachsen und aus der Ganglienleiste der einen Körperhälfte in das entsprechende Gebilde der entgegengesetzten Seite eindringen. Ob nun die definitiven Commissuren in irgend welcher Abhängigkeit von den ventralen Commissuren des larvalen Rumpfnervensystems entstehen oder nicht, kann ich nicht sagen, obschon mir das auf Grund allgemeinerer Betrachtungen immerhin recht wahrscheinlich vorkommt.

Das System der ventralen Commissuren.

Wie oben angegeben, verbinden zwei vordere Commissuren (*cm*^{1}, *cm*^{2}) die Bauchnerven (*vn*) und setzen sich lateralwärts über dieselben hinaus noch weiter bis zu den Seitennerven (*ln*) fort, die erste von ihnen nach Vereinigung mit den ventralen Längsstämmen, die zweite dagegen durchaus selbständig (Taf. 14 Fig. 39, 41, 42). Die Commissuren setzen sich aus Nervenfasern verschiedenen Ursprungs zusammen. In dieselben dringen proximale Fortsätze von Sinnes- und Nervenzellen ein, die den ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten (*vnm*) angehören. Ferner schließen sich diesen Fasern Nervenfortsätze einiger Elemente der Ganglienleisten (*gB*) an, wesshalb denn auch oben darauf hingewiesen wurde, dass die larvalen Commissuren die ersten Verbindungsleitungen zwischen den beiderseitigen Hälften des im Entstehen begriffenen Bauchmarks herstellen (Taf. 17 Fig. 101). Zugleich enthält dieser Umstand einen Hinweis darauf, dass zwischen den larvalen und definitiven Bauchcommissuren ein directeres Abhängigkeitsverhältnis bestehen dürfte. Außerdem aber existiren hier noch besondere, den Commissuren unmittelbar angehörige Neuromuskelanlagen (*cnm*^{1}, *cnm*^{2}), welche ihrerseits in die ventralen Querbrücken des larvalen Rumpfnervensystems Nervenfortsätze aussenden. Das Vorhandensein dieser Anlagen habe ich im Obigen als Argument dafür angeführt, dass die Bauchcommissuren der Larve wahrscheinlich den übrig gebliebenen letzten Rest einst vollständig abgeschlossener, unterer Ringnerven repräsentiren.

Die Neuromuskelanlagen der ventralen Commissuren.

Solcher Gebilde habe ich drei Paare feststellen können, von denen die beiden vordersten Paare (*cnm*^{1}, *cnm*^{2}) den zwei ersten Larvencommissuren zukommen, das dritte (*cnm*^{3}) aber ein wenig hinter jenen beiden gelegen ist. Diese Neuromuskelanlagen sind im medianen Ectodermstreifen der Bauchseite in zwei Reihen hinter einander angeordnet, so dass unmittelbar zwischen ihnen der unpaare Bauchmuskel (1, 1*a*, 1*b*) der unteren Hemisphäre verläuft (Taf. 14 Fig. 39, 41, 42; Taf. 16 Fig. 97—99).

Das erste Paar der commissuralen Neuromuskelanlagen (*cnm*^{1}) ist in der Regel stärker entwickelt als alle übrigen. Die beiden Achsenbündel sind hier sehr lang wegen der bedeutenden Dicke des Bauchschildes (*Bs*), dessen Gewebe sie durchsetzen. An der Oberfläche in einem flachen Grübchen beginnend, richten sich deren Sinneszellen (*s*) fast senkrecht nach innen, resp. nach oben, und senden ihre Nervenfortsätze, eben so wie die zugehörigen Nervenzellen (*n*), in die quer über sie weggehende, erste Commissur (*cm*^{1}). Sowohl diese Elemente, als auch die jungen Myoblasten (*m*), die hier entstehen, konnte ich bei einer besonders großen Larve — bekanntlich variirt die Größe der *Lopadorhynchus*-Larven unabhängig von ihrem Entwicklungsstadium — mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit unterscheiden (Taf. 17 Fig. 100).

Das zweite Paar Anlagen (*cnm*^{2}) hat denselben Bau, doch lassen sich in demselben die verschiedenartigen Elemente selten so gut erkennen, wie beim ersten Paare, da es überhaupt gewöhnlich keinen so distincten Differenzirungsgrad erreicht. Zusammen mit der zweiten Commissur (*cm*^{2}) liegen auch deren Neuromuskelanlagen am Hinterrande des Bauchschildes. Hier sei nun hinzugefügt, dass die Innenenden der betreffenden Achsentheile nach rechts und links aus einander weichen und die Commissur jederseits an deren Vereinigung mit den Bauchnerven erreichen (Taf. 17 Fig. 101).

Das dritte Paar (*cnm*^{3}) endlich, welches im Bau und in seinen Lagebeziehungen den vorhergehenden durchaus ähnlich ist, fand ich ab und zu bei jüngeren Larven. Sein Abstand vom zweiten Anlagenpaare schien mir etwas geringer zu sein, als der gegenseitige Abstand des ersten und zweiten Paares (Taf. 16 Fig. 97). Die entsprechende Bauchnervencommissur jedoch habe ich nicht unterscheiden können.

Überhaupt sei bemerkt, dass alle drei beschriebenen Anlagen-

paare im Entwicklungsgrade, den sie erreichen, sehr bedeutenden Schwankungen unterliegen und nicht selten zeigt bald dieses, bald jenes Paar einen durchaus rudimentären Charakter. Wie es scheint, produciren diese Neuromuskelanlagen Myoblasten nur für provisorische Muskeln, so vor Allem für den unpaaren Bauchmuskel (1, der vorn in einen oberflächlichen (1*a*) und einen tieferen (1*b*) Wurzelstrang gespalten ist. Sie verschwinden alle sehr früh und sind somit ausschließlich larvale Gebilde. Es ist daher wahrscheinlich, dass auch die zugehörigen Commissuren, die einen Theil ihrer Nervenfasern von ihnen beziehen, anfangs wenigstens eine ähnliche Bedeutung haben.

Das Vorkommen eines dritten Paares von Commissuralorganen weist ferner auf ein früheres Vorhandensein einer dritten Bauchnervencommissur hin. Übrigens könnte es sein, dass eine solche thatsächlich existirt, aber nur so wenig ausgebildet ist, dass ich dieselbe nicht erkannt habe. Wenn wir nun hierher noch den ventralen Abschnitt des unteren Ringnerven zählen wollen, so würden wir im Ganzen schon vier auf einander folgende, ventrale Querbrücken des larvalen Rumpfnervensystems erhalten, was dann wiederum dafür spräche, dass deren einst eine größere Serie vorhanden gewesen sein möchte.

Verfolgt man die beiden Reihen der eben betrachteten Gebilde nach oben hin weiter, so trifft man folgende Paare larvaler Sinnesorgane an, die mit den ersteren ungefähr auf denselben Meridianen gelegen sind: die stomodäalen und unteren, pharyngealen Neuromuskelanlagen diesseits des äquatorialen Wimpergürtels, die oberen Schlundneuromuskelanlagen und die beiden Scheitelwimperorgane in der oberen Hemisphäre. Alle aufgezählten Gebilde erscheinen also gleichsam als Folgestücke ein und derselben Serie paarer Larvenorgane, von denen die vier obersten Paare den Systemen echter Ringnerven angehören. Hiernach scheint mir die Schlussfolgerung zulässig, dass auch die übrigen, also unteren Glieder dieser Serie früher eben solchen Ringnerven angehört haben möchten, als deren übrig gebliebene Theile die larvalen Bauchcommissuren der unteren Hemisphäre zu betrachten sind.

Außerdem kommt einem jeden Ringnerven, wie wir sahen, ein besonderer Ringmuskel zu. Und was ergiebt sich nun für die untere Hemisphäre? Hier finden wir thatsächlich eine Reihe kurzer, ventraler Quermuskelbänder, welche zwischen den beider-

seitigen Bauchplatten ausgespannt sind, und von denen wenigstens zwei den larvalen Commissuren entsprechen (Taf. 14 Fig. 41, 42). Alles Vorhergehende in Betracht ziehend glaube ich, dass wir diese Muskeln gleichfalls als Reste einer früheren Ringmuskelserie des Rumpfabschnittes auffassen müssen.

Die commissuralen Neuromuskelanlagen geben mir noch zu einer weiteren Betrachtung Veranlassung. Obgleich paar angeordnet, produciren diese Bildungsherde den größten Theil der Elemente des zwischen ihnen verlaufenden, medianen Bauchmuskels (1), der sich übrigens an seinem Hinterende vor der Analöffnung in zwei Gabeläste spaltet und hier mit einem Paar Larvenorganen (*Aci*) in Verbindung steht. Der tiefere Wurzelstrang dieses Muskels endet vorn dicht hinter dem Munde. Hier treffen nun die beiderseitigen Adoraläste des oberen Bauchmuskels zusammen, dessen obere Endzweige wiederum größtentheils von paaren Anlagen, den Scheitelwimperorganen und den rudimentären Scheitelantennen, ausgehen. In Folge dessen erscheint es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass der obere und untere Bauchmuskel, welche bei der Larve von *Lopadorhynchus* eine mediane Lage einnehmen, in ihrer ursprünglichen Form ein Paar symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie verlaufender, continuirlicher Muskelstränge vorstellten, die vom oberen Pol der Trochophora an sich ohne Unterbrechung bis in die Analregion erstreckten.

Das System der adanalen Nervenstämme.

Das eben erwähnte Anlagenpaar (*Aci*), an welches die hinteren Gabeläste des unteren Bauchmuskels (1) herantreten, steht mit einem Paar kurzer Nervenstämme in Verbindung, die, wie wir sahen, aus der Vereinigung der Seitennerven (*ln*) mit den Bauchnerven (*vn*) hervorgehen und sich hinter der Analöffnung (*A*) in den unpaaren Rückennerven (*dn*) fortsetzen. In Hinblick darauf, dass sich hier die Fasern von wenigstens drei verschiedenen, longitudinalen Leitungsbahnen unter einander vermengen, erhalten die adanalen Stämme die Bedeutung eines besonderen Systems. Einen ähnlich collectiven Charakter hat nun auch das einzige Paar ihnen angehöriger Neuromuskelanlagen, indem von demselben außer dem Bauchmuskel noch die beiden medianen Rückenmuskeln der unteren Halbkugel (7) ausgehen (Taf. 14 Fig. 39, 44).

Die rudimentären Analcirren.

Die beiden rechts und links vom Proctodäum gelegenen Neuromuskelanlagen hat auch KLEINENBERG gesehen, sie aber wahrscheinlich für die äußersten Theile der Bauchplattenenden gehalten. Bei Beschreibung der Frontalschnittserie von einer ganz jungen Larve theilt er uns mit, dass auf dem dicht vor der zukünftigen Afteröffnung passirenden Schnitte »die Verdickungen des äußeren Blattes beginnen«, und dass »an ihren seitlichen Grenzen jederseits eine spindelförmige Zelle, mit großem Körper und rundem Kern, erscheint«, die den »Reflexzellen der Umbrella gleicht«. Von ihren beiden Fortsätzen ist der eine gegen die Bauchplatte gerichtet, der andere verliert sich im höher liegenden Ectoderm. Diese beiden Zellen sind die ersten centralen Nervenelemente der Subumbrella«, welche nach KLEINENBERG's Auffassung so zu sagen »das Signal zur Umgestaltung der Platten geben«. Aus der betreffenden Abbildung (Fig. 29 b) ist nun ersichtlich, dass die besagten Ectodermverdickungen näher zur ventralen Mittellinie gelegen sind als die eigentlichen Hinterenden der Bauchplatten, die meiner Ansicht nach erst auf dem folgenden Schnitte (Fig. 29 c) beginnen. Dieses tritt noch deutlicher auf der vorhergehenden Schnittserie (Fig. 28 a, b) hervor. Außerdem hat KLEINENBERG noch auf zwei Habitusbildern von etwas älteren Larven (Fig. 5, 6) zu beiden Seiten des Afters ein Paar dunkle, runde, gut abgegrenzte Stellen eingezeichnet, die jedoch im Texte nirgends erwähnt werden.

Bei der Betrachtung gefärbter und aufgehellter Larven verschiedener Entwicklungsstadien habe ich nach hinten von den Enden der Bauchplatten die beiden von KLEINENBERG dargestellten, runden Ectodermverdichtungen stets vorgefunden. Dabei muss ich hinzufügen, dass in seinen Abbildungen (Fig. 5, 6) die Lage dieser Gebilde (*Aci*) viel genauer angegeben ist, als in meiner halbschematischen Abbildung (Taf. 14 Fig. 39), wo es mir mehr darauf ankam, auch die zugehörigen Nervenstämme einzeichnen zu können. Durch den Vergleich der Totopräparate mit Schnitten, die in allen drei Hauptrichtungen geführt waren, habe ich mich nun davon überzeugt, dass die bezeichneten Ectodermverdichtungen mit dem einzigen Paare Neuromuskelanlagen der Adanalnerven identisch sind.

Diese beiden Anlagen (*Aci*) stellen ein Paar gut ausgebildeter, larvaler Sinnesorgane vor und sind mit je einem starken Achsenbündel von Sinneszellen versehen, das von jungen Myoblasten und

einigen relativ großen, birnförmigen Nervenzellen (*nz*) umgeben ist. Die Nervenfortsätze der Sinnes- und Nervenzellen dringen in die adanalen Stämme (*an*) ein, was man vor Allem an Sagittalschnitten deutlich erkennen kann (Taf. 16 Fig. 95, 97—99; Taf. 17 Fig. 108 bis 110). Bemerkenswerth ist hier der Umstand, dass diese Anlagen Muskelzellen nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin abgeben. Sie versorgen nämlich gleichzeitig sowohl den unpaaren Bauchmuskel (1), dessen Endgabel das Proctodäum von vorn umgreift, als auch das mediane Muskelpaar des Rückens 7), dessen terminale Wurzelzweige sich dorsal über der Analöffnung kreuzen. Aus allen diesen Endfasern zusammen entsteht auf diese Weise ein ringförmiger Muskelapparat, der zum Schließen des Afters dient.

Wenn man ferner berücksichtigt, dass die Adanalnerven jedenfalls aus einer Verschmelzung der Hinterenden der lateralen und ventralen Längsstämme hervorgegangen sind, und dass außerdem in die ersteren die Gabeläste des einstmals wahrscheinlich paaren Rückennerven direct übergehen, so liegt die Vermuthung nahe, dass früher im adanalen Systeme nicht ein, sondern mindestens zwei Paar Neuromuskelanlagen vorhanden gewesen sein müssen. Ihre Vereinigung aber zu einem einzigen, stärkeren Anlagenpaare, welches die Grenze zwischen der ventralen und dorsalen Körperhälfte eingenommen hat, werden wir der Verlagerung des zukünftigen Rumpfendes vom unteren Pol gegen den Rücken hin zuzuschreiben haben.

Diese vermutheten Paare terminaler Anlagen werden sich auf verschiedener Höhe, dem Verlaufe der bezüglichen Längsnervenstämme entsprechend, befunden haben müssen und haben wahrscheinlich mit einem adanalen Ringnerven in Verbindung gestanden. Als den übrig gebliebenen Rest eines solchen ließe sich die nach unten gerichtete Endgabel des Rückennerven deuten, welcher zur Vollendung des Ringes bei der Larve von *Lopadorhynchus* nur eine relativ kurze, die adanalen Nervenstämme ventral von der Analöffnung verbindende Querbrücke fehlt. Der thatsächlich vorhandene Schließmuskel des Afters würde dann die Bedeutung eines dem terminalen Ringnerven entsprechenden Muskelringes erhalten.

Das beschriebene Paar Neuromuskelorgane bildet sich sehr früh und persistirt bis zu einem recht späten Entwicklungsstadium, geht aber dennoch endlich spurlos zu Grunde. Ihrer Lage nach

entsprechen diese Larvenorgane jenen paaren Schwanzanhängen, welche wir bei vielen Anneliden vorfinden, die aber dem erwachsenen *Lopadorhynchus* fehlen. Daher habe ich sie als rudimentäre Analcirren bezeichnet. Höchst wahrscheinlich kommt ihnen auch wirklich diese morphologische Bedeutung zu, unbehindert dadurch, dass sie der obigen Betrachtung nach durch Verschmelzung mehrerer Paare derartiger Gebilde entstanden sein könnten, denn auch die Schwanzanhänge der Ringelwürmer kommen nicht selten in der Mehrzahl vor.

Bei älteren Larven, wo der in die Länge ausgewachsene Rumpfabschnitt schon aus einer beträchtlichen Anzahl fertiger Segmente besteht, hat KLEINENBERG ein einfaches, unpaares, provisorisches Sinnesorgan am Ende der sog. Schwanzkappe beschrieben. Das könnte möglicher Weise die rudimentäre Anlage eines medianen Analcirrus sein, wie ihn manche Anneliden permanent besitzen. Über dieses Organ kann ich gar nichts mittheilen, da ich die bezüglichen Angaben KLEINENBERG's während meiner Untersuchungen leider ganz außer Acht gelassen habe.

Die Parapodialorgane.

Bekanntlich hat KLEINENBERG in seiner *Lopadorhynchus*-Arbeit den Nachweis geliefert, dass die Parapodien der Anneliden, welche eine so mannigfaltige Ausbildung in Form und Differenzirungsgrad ihrer verschiedenen Theile erreichen, keine primären, einheitlichen Organe, sondern vielmehr collective Secundärgebilde sind. Die Entwicklung von *Lopadorhynchus* zeigt nun in der That außerordentlich deutlich, dass die Borstendrüsen und die Parapodialcirren ganz unabhängig von einander entstehen und erst nachträglich zu Bestandtheilen complicirter, locomotorischer Körperanhänge werden. Diesen Vorgang erklärte KLEINENBERG durchaus richtig in der Weise, dass bei der Bildung der Parapodien sich gerade diejenigen Integumentpartien über der allgemeinen Körperoberfläche höckerförmig erheben, auf welchen eben die Anlagen der bezeichneten Organe dicht neben einander gelegen sind.

Alle hierher gehörigen Gebilde (*bo*, *hci*) entwickeln sich aus den mittleren Zellstreifen des ectodermalen Gewebes der Bauchplatten (*Bp*), welche lateral von den Seitenrandneuromuskelanlagen (*hm*) und medial von den Ganglienleisten (*gB*) des zukünftigen Bauchmarks begrenzt werden (Taf. 14 Fig. 39, 42, 43).

Die Anlagen der Parapodialcirren.

Unter den bleibenden Sinnesorganen, die im Bereich der Bauchplatten ihren Ursprung nehmen, sind die Parapodialcirren die hervorragendsten. Beim erwachsenen *Lopadorhynchus* sind deren in jedem Segmente zwei Paare vorhanden und bilden jederseits eine dorsale und eine ventrale Reihe den conischen Fußhöckern aufgepflanzter, länglich blattförmiger Anhänge.

In dem von uns betrachteten Larvenstadium sind vorläufig nur die Anlagen der Rückencirren (*hci*) zu erkennen (Taf. 14 Fig. 39, 42, 43).

Nach KLEINENBERG's Angabe legen sich dieselben im dorsalen Theile des Bauchplattenectoderms in Gestalt eiförmiger Körper an, gleich nachdem sich die Anlagen der Borstendrüsen differenzirt haben; sie sind »zunächst gänzlich in die Platte eingesenkt, deren äußere Oberfläche glatt, ohne jede Erhebung über sie wegzieht«.

Auf meinen Präparaten habe ich nun umgekehrt die hämalen Cirrenanlagen (*hci*) schon zu einer Zeit ganz deutlich wahrnehmen können, wo von den Borstensäcken noch keine Spur vorhanden war. Wenn sich die ersteren bilden, so sind die Zellen der mittleren Bauchplattentheile noch wenig zahlreich und haben überhaupt noch einen relativ indifferenten Charakter. Diese Zellen sind dann mit einem runden Kerne versehen und ragen nach innen noch gar nicht über die Grenze der Ectodermschicht vor. Dagegen erscheinen die Kerne in den seitlichen Zellgruppen, aus denen die Rückencirren entstehen, in der Mitte der einzelnen Bündel oval und hell, in deren Umkreise aber länglich und zugleich viel dunkler. Die dunkelkernigen Elemente erweisen sich nun als primäre Myoblasten (*mx*), während die axialen Elemente die Anlage des percipirenden Cirrenabschnittes vorstellen, in welcher jedoch die Sinnes- und Stützzellen noch nicht von einander zu unterscheiden sind. Die ganze Cirrenanlage grenzt so dicht an die lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten, dass man hier nicht sagen kann, welche Myoblasten dem einen oder dem anderen von diesen Gebilden angehören; die Zugehörigkeit der im Entstehen begriffenen Muskelzellen zur Anlage des Rückencirrus wird jedoch vollkommen klar, sobald sich diese Elemente an der medialen Seite der Cirrenanlage befinden (Taf. 17 Fig. 111).

Dass in den Cirrenanlagen außer Sinneselementen auch Stützzellen vorhanden sein müssen, lässt sich nach Analogie mit den

Kopfantennen schließen, mit denen sie im Bau und der weiteren Ausbildung überhaupt eine große Ähnlichkeit haben. Auch würde sich sonst das Vorwachsen des Cirrenkegels über die allgemeine, äußere Ectodermgrenze hinaus (*hci*, *nci*, Taf. 17 Fig. 116) so wie auch der Umstand schwer erklären lassen, dass im fertigen Organ gewöhnliche, wenn auch sehr langgestreckte, epitheliale Integumentzellen als Stützvorrichtung für die zarten Sinneszellen erscheinen. Trotzdem muss ich gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, einen derartigen Unterschied in den sich entwickelnden Parapodialcirren wirklich zu constatiren. Ich denke, daran wird im gegebenen Falle der Umstand Schuld sein, dass hier auf einem kleinen Raume eine große Anzahl von Zellen dicht zusammengedrängt stehen.

Über die Bildung der Cirrennerven besitze ich keine eigenen Beobachtungen. KLEINENBERG stellte diesen Entwicklungsvorgang derart dar, dass die Elemente der Cirrenanlagen, die sich anfangs in unmittelbarer Berührung mit den Zellen der Bauchmarkanlage befinden sollen, mit den letzteren durch proximale Zellfortsätze in Contact bleiben, die dann, bündelweise an einander gelegt, in Gestalt concreter Nerven erscheinen, wenn die Cirrenanlagen durch die heranwachsenden Borstensäcke weiter zur Seite hin weggedrängt werden. Das Bestehen einer solchen präformirten Verbindung zwischen den Bauchmark- und den hämalen Cirrenanlagen kann ich mir nicht recht vorstellen, da diese Gebilde bei ihrem ersten Auftreten durch jenen mittleren Gewebsstreifen der Bauchplatten getrennt sind, aus welchem sich nicht allein die Borstendrüsen, sondern auch noch die Bauchcirren entwickeln. Ich halte es für viel wahrscheinlicher, dass die Anlagen der hämalen Parapodialcirren anfangs mit den Seitennerven in Verbindung stehen, eben so wie die lateralen Randorgane der Bauchplatten, welchen sie überhaupt von vorn herein dicht anliegen. Später mögen sich Sinneszellenfortsätze der jungen Rückencirren den Ganglienleisten des Bauchmarks zuwenden und in diese eindringen, wobei sie vielleicht die lateralen Fortsetzungen von larvalen Bauchcommissuren als vorgezeichnete Bahnen benutzen.

Die Anlagen der Bauchcirren (*nci*) entstehen ebenfalls als knospenförmige Ectodermverdichtungen, aber medial von den Borstendrüsen (*bo*), wie das auch KLEINENBERG angegeben hat. Meiner Beobachtung nach treten dieselben jedoch viel später, als die entsprechenden dorsalen Organe und zwar erst nach der Bildung der Borstensäcke auf. Da die neuralen Cirrenanlagen mit den Ganglien-

leisten *gB* unmittelbaren Contact haben, so könnten sie vielleicht in einer gewissen Abhängigkeit von den Bauchnerven der Larve *cv* stehen, ähnlich dem in Entwicklung begriffenen Bauchmark und den primären Sinnesorganen der medialen Bauchplattenränder *rum*. Der Bau ist hier derselbe wie bei den Anlagen der Rückencirren: eine Sinnesknospe umgeben junge Myoblasten, die nach und nach in die primäre Leibeshöhle vorrücken (Taf. 17 Fig. 115).

Im vorliegenden Falle scheint die Behauptung KLEINENBERG's zutreffend zu sein, dass die Elemente der Cirren schon beim ersten Auftreten der betreffenden Anlage mit den Bauchmarkanlagen in Berührung stehen; etwas später wenigstens wird dieses Verhalten vollkommen deutlich. Da die Zahl der Sinneszellen dann zunimmt, so treten die Bündel ihrer Nervenfortsätze, die in die Bauchmarkconnective eindringen, immer mehr hervor und verwandeln sich so in die neuralen Cirrennerven (*nci*, Taf. 17 Fig. 116).

Die Bildung von Myoblasten in den Rücken- und Bauchcirrenanlagen *hci*, *nci* findet in derselben Weise statt, wie in den Anlagen der Kopfantennen und in denjenigen Neuromuskelanlagen der Larve, die mit einem Achsenbündel von Sinneszellen versehen sind. Das Ectoderm verlassend, bleiben die Muskelzellen vorläufig an der Innenseite der Bauchplatten, wo ein Theil unter die Mesodermsomite zu liegen kommt (Taf. 17 Fig. 111, 112, 115, 116). Dieser Bildungsprocess dauert bis zu den spätesten Entwicklungsperioden fort, und die aus demselben hervorgehenden Elemente scheinen alle in die endgültige Organisation des ausgebildeten Wurmes mit hinübergenommen zu werden.

Die Anlagen der Borstendrüsen.

Bei der unserer Beschreibung zu Grunde liegenden Larve sind die in Entwicklung begriffenen Borstensäcke (*bo*) schon ganz deutlich erkennbar und treten in den mittleren Ectodermstreifen der Bauchplatten neben den hämalen Cirrenanlagen (*hci*) als solide, kolbenförmige Gebilde hervor, die mit ihrem dünnen Ende bis an die äußere Körperoberfläche reichen und mit ihrem verdickten Theile nach innen gewandt sind. Hier jedoch überragen dieselben die Ectodermgrenzen weder nach der einen noch nach der anderen Richtung. Wie das auch KLEINENBERG angab, zeichnen sich ihre Zellen durch ziemlich große, runde und helle Kerne aus. Medial

von den Borstensackanlagen findet man zu dieser Zeit noch einen engen Streifen nicht differenzirter Bauchplattenelemente, von denen ein Theil nachher zur Bildung der neuralen Cirrenanlagen verwandt wird (Taf. 14 Fig. 39, 43; Taf. 17 Fig. 112).

Die kolbenförmigen Anlagen der Borstendrüsen *bo* wachsen allmählich in die Länge und dringen nach und nach immer mehr nach innen vor, wobei sie jedoch die ihnen aufliegenden Mesodermsomite (*M*) niemals durchbohren, wie das KLEINENBERG dargestellt hatte. An den Innenenden der immer noch soliden Anlagen treten dann größere Zellen auf, welche die Borsten produciren; länger werdend, durchsetzen die letzteren das Gewebe der Anlage und gelangen auf die Weise nach außen. Einen Invaginationsspalt, welcher nach KLEINENBERG dem eben beschriebenen Vorgange vorausgehen soll, habe ich nie gesehen (Taf. 17 Fig. 113—115).

Nach KLEINENBERG's Darstellung soll sich von einer jeden Borstendrüse ein besonderer Acicularsack abspalten. In älteren Larvenstadien habe auch ich in jedem Segmente jederseits zwei Borstensäcke vorgefunden, die mit ihren peripheren Enden dicht an einander liegend erscheinen (Taf. 17 Fig. 116). Ob dieselben aber durch Spaltung oder ein jeder selbständig entstanden sind, kann ich nicht sagen.

Die Entwicklung der Parapodialganglien (*gp*) und der entsprechenden Nerven habe ich auch nicht verfolgt und kenne sie nur nach Präparaten vom ausgebildeten Wurm (Taf. 17 Fig. 127). Wie KLEINENBERG behauptet, sollen die ersteren sehr spät, und zwar aus vollkommen selbständigen Anlagen entstehen, obschon in nächster Nachbarschaft mit den Stellen, an welchen die beiden Bauchmarkhälften mit dem medianen Integumentstreifen dauernd in Verbindung bleiben. Seiner Meinung nach müssen die nach außen gerichteten Zellfortsätze dieser Anlagen sich in »zwei Äste von entgegengesetzter Richtung« spalten, die von vorn herein »zum Theil lateralwärts in das Chaetopodium hinziehen und sich dort verlieren, zum Theil medianwärts bis zum Bauchganglion verlaufen, in dasselbe eintreten und mit der Commissur verschmelzen«. »Diese Nerven sind anfangs völlig von den beiden Cirrusnerven geschieden, später vereinigen sich alle drei wenigstens eine Strecke weit zu einem Stamm«, der den definitiven Parapodialnerv vorstellt.

Andere Entwicklungsstadien der beschriebenen Gebilde der unteren Hemisphäre.

Die jüngeren Entwicklungsstadien der hauptsächlichsten Bestandtheile des larvalen Rumpfnervensystems, die Reihenfolge ihres Erscheinens und Verschwindens, sowie die endgültige Ausbildung des Bauchmarks sind im Allgemeinen bereits von KLEINENBERG zutreffend geschildert worden. Meinerseits habe ich zu dem, was im Vorhergehenden darüber mitgetheilt worden ist, nichts Neues mehr hinzuzufügen. Dasselbe gilt von den Parapodialorganen.

Was nun die beschriebenen Neuromuskelanlagen der unteren Hemisphäre betrifft, so entstehen von ihnen nur die lateralen und ventralen Randorgane der Bauchplatten im Zusammenhange mit den letzteren. Alle übrigen, derartigen Anlagen bilden sich hingegen durchaus selbständig, und zwar zu verschiedener Zeit. Sie differenziren sich in jüngeren Entwicklungsstadien unmittelbar aus dem Larvenectoderm in ganz ähnlicher Weise, wie das für die entsprechenden Gebilde der oberen Halbkugel dargestellt wurde. Nachdem aus ihnen eine gewisse Anzahl primärer Muskelzellen ihren Ursprung genommen hat, gehen sie alle zu Grunde, die einen früher, die anderen später.

Das weitere Schicksal der primären Muskelelemente des Rumpfabschnittes.

Im Gegensatze zur Ansicht KLEINENBERG's muss ich auch hier wiederholen, dass nur ein geringer Theil der in der unteren Hemisphäre entstehenden primären Muskelzellen während der Larvenmetamorphose verschwindet. Hierher gehören alle Längsmuskeln der Larve, der untere Muskelring und wahrscheinlich noch irgend welche kleineren Larvenmuskeln, die allmählich außer Thätigkeit gesetzt und endlich rückgebildet werden.

Die Anzahl der persistirenden und sich weiter ausbildenden Primärmuskeln ist dagegen eine sehr bedeutende und im Rumpfabschnitte noch viel größer als in der Kopfregion. Die verschiedenen Neuromuskelanlagen, deren in der unteren Hemisphäre recht viele vorhanden sind, liefern eine Menge Myoblasten, die sich gewöhnlich von ihrem Bildungsorte nicht allzu weit entfernen, hier zu bestimmten Muskelsträngen oder Muskelschichten

zusammentreten und auf diese Weise einen sehr wesentlichen Bestandtheil der definitiven Muskulatur herstellen.

So entstehen die Parapodienmuskeln nicht aus Zellen der Mesodermsomite, wie das KLEINENBERG behauptete, sondern aus primären Muskelelementen, die direct vom Ectoderm in verschiedenen Anlagen, die im Bereiche der Bauchplatten gelegen sind, ihren Ursprung nehmen.

Die Protractoren der Chätopodien, wie man jene kleineren Muskeln bezeichnen kann, welche vom Innenende der Borstensäcke zur Haut ziehen, setzen sich aus Myoblasten zusammen, die nebenan in den Cirrenanlagen gebildet werden (*mx—bo*, Taf. 17 Fig. 112—116). Denselben Ursprung haben natürlich auch die Muskeln der Parapodialcirren selbst (*mx—hci*, *nci*, Taf. 17 Fig. 111, 112, 115, 116).

Zur Parapodienmuskulatur von *Lopadorhynchus* gehört ferner das System der ventralen, schrägtransversalen Muskelbänder (*qm*), welche jederseits zwischen dem Bauchmark und der Seitenlinie ausgespannt sind, wo sie sich an der Basis der Fußstummeln anheften (Taf. 17 Fig. 126). Die Elemente dieser Muskelbänder liefern hauptsächlich die lateralen und ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten. Einander entgegenwachsend, drängen sich die entsprechenden Myoblasten unter oder zwischen die Mesodermsomiten hindurch (Taf. 14 Fig. 42, 53; Taf. 17 Fig. 111). Hier auf den Segmentgrenzen bleiben die medialen Enden der Quermuskeln beständig befestigt, während nach den Seiten hin ein jedes Band sich später in zwei aus einander weichende Bündel spaltet, wovon das eine sich in das der betreffenden Somitgrenze nächst vorangehende, das andere in das darauf folgende Segment hin vorschiebt. Dieses Verhalten ist am besten aus den von KLEINENBERG gegebenen Habitusbildern von einer in der Metamorphose begriffenen Larve und vom fertigen Wurm (Fig. 14, 15) ersichtlich. In jüngeren Stadien haben sich da die Quermuskelbänder mit ihren mittleren, frei durch die Leibeshöhle ziehenden Abschnitten bereits von der Innenfläche des Ectoderms abgehoben, so dass unter ihnen hindurch die secundäre Längsmuskulatur ungehindert in die Länge auswachsen konnte.

Außerdem finden wir bei *Lopadorhynchus* noch dorsale, schrägtransversale Muskelbänder, die sich seitlich ebenfalls an der Basis der Parapodien inseriren. Dieselben sind nur wenig ausgebildet und entstehen unter der Haut des Rückens aus der allgemeinen, subdermalen Ringmuskelschicht.

Eine gewisse Beziehung zur Parapodienmuskulatur haben endlich noch die kurzen, ventral medianen Quermuskelbänder, welche dicht über dem Bauchmark ausgespannt sind und sich rechts und links an den medialen Insertionspunkten der schrägen Quermuskeln anheften. Sie scheinen den letzteren entgegenzuwirken, damit bei deren Contractionen die mediane Integumentpartie, welcher das Bauchmark angehört, nicht allzusehr aus einander gezogen werde (*qm*, Taf. 17 Fig. 125). Diese kurzen Querbänder werden von den ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten aus gebildet und erhalten nachher noch einen Zuschuss von Myoblasten, die in den Anlagen der Bauchcirren entstehen. Die bezeichneten Muskeln erscheinen bereits in sehr jungen Stadien und halten sich wenigstens ganz vorn an die Innenseite der larvalen Bauchcommissuren, so dass der tiefere Wurzelstrang des unteren, medianen Bauchmuskels (*li*) über dieselben innen hinwegzieht (Taf. 14 Fig. 41, 42; Taf. 17 Fig. 100, 101, 106).

Die subdermale Ringmuskulatur ist bei *Lopadorhynchus* im Allgemeinen nur sehr schwach entwickelt und setzt sich aus jenen Muskelzellen zusammen, die nach ihrem Austreten aus den betreffenden Anlagen einfach zwischen Ecto- und Entoderm geblieben sind. Doch nicht alle diese Zellen werden zu Bestandtheilen der bezeichneten Muskelschicht, sondern ein Theil derselben schließt sich dichter an das Entoderm an und bildet hier die Ringmuskulatur des Darmes (*Dm*), die übrigens auch nur spärlich zur Ausbildung gelangt. Zu den letzteren Elementen gesellen sich natürlich auch diejenigen primären Myoblasten, welche auf die Innenfläche der Mesodermsomite gerathen (Taf. 14 Fig. 42, 43; Taf. 17 Fig. 107—116, 125—127). Den größten Theil des Zellmaterials, aus welchem sich die beiden Ringmuskelschichten bilden, liefern jedenfalls die Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten. Jedoch ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass sich ihnen außerdem noch eine gewisse Anzahl von Muskelzellen anschließen mag, die aus anderen Anlagen hervorgegangen sind.

Ventral unter dem Darme ordnen sich einige in der Sagittalebene vertikal nach oben gerichteten, primären Muskelzellen an, welche auch Kleinenberg in seinen Abbildungen (Fig. 38, 39) dargestellt hat. Diese Elemente entsprechen den Mesenterienmuskeln anderer Anneliden, die sich jedoch bei *Lopadorhynchus* nur als unvollkommene Überreste vorfinden (Taf. 17 Fig. 115, 116, 127).

Ebenso ist die Muskulatur der Dissepimente (*dm*) hier

rudimentär und eigentlich nur provisorisch während einer gewissen Entwicklungsperiode bei der Larve vorhanden. Sie wird durch Muskelelemente repräsentirt, welche, in den lateralen und ventralen Randorganen der Bauchplatten entspringend, sich zwischen die auf einander folgenden Paare der Mesodermsomite einschieben (Taf. 17 Fig. 107—110, 112). Später, wenn die Dissepimente verschwinden, die dem ausgebildeten Wurme ganz fehlen, werden diese Muskelzellen zu den schräg transversalen Muskelbändern hinzugezogen.

Zur Kategorie der primären Muskeln gehört auch die ganze Muskulatur der Vorderdarmes. Bei ihrer Bildung aber machen sich gewisse Eigenthümlichkeiten bemerkbar, die nur nach Kenntnisnahme der sich bei Entwicklung des definitiven Schlundes abspielenden Vorgänge verständlich werden.

Die Entwicklung des Vorderdarmes und seiner Muskulatur.

Nach Kleinenberg's Darstellung sondern sich zu beiden Seiten der Mittellinie in der oberen Stomodäumwand zwei kleine Zellgruppen, die sich allmählich aus dem epithelialen Gefüge der großen Wimperzellen des Larvenösophagus nach außen vorschieben. Die Zahl dieser Zellen ist anfangs eine sehr geringe, doch vermehren sich dieselben sehr schnell und bilden dann »zwei rundliche Zellpolster«, welche »die paarige Anlage des bleibenden Schlundes« vorstellen. In einer jeden dieser Vorragungen entsteht dann ein Spaltraum, der mit dem Lumen des Vorderdarmes in offene Verbindung tritt. Durch Erweiterung des inneren Hohlraumes verwandeln sich die beiden Pharyngealanlagen in ein Paar sackförmige Anhänge, worauf sich deren mehrschichtig gewordenen, epithelialen Wände »ringsum in eine äußere und eine innere Schicht sondern«. Diese beiden Schlundsäcke rücken nun näher zusammen und verwachsen mit den medialen Rändern ihrer Wandungen zu einem unpaaren Anhange, der sich in Form einer »von außen nach innen abgeplatteten Tasche mit breitem Hohlraum« auf dem Stomodäum erhebt. Weiter soll sich nun ein höchst merkwürdiger Vorgang abspielen, welchen Kleinenberg in folgender Weise schildert. »Die ventrale Wand [der taschenförmigen Schlundanlage] bleibt zunächst an ihrer Stelle fixirt, der untere Rand der dorsalen Wand löst sich dagegen und dringt weiter nach unten zwischen Stomodäum und Entoderm ein. Dabei wird die Übergangsstelle, wo Stomodäum und

Entoderm verlöthet sind, um die Communication der beiden Höhlen des Verdauungstractus herzustellen, zerrissen und die Schlundanlage klappt — wie das Visir eines Helmes — über das Stomodäum, bis sie dasselbe in sich aufgenommen hat.« Sich zu einem Rohre schließend, dessen inneres Ende sich mit dem Mitteldarm verbindet, verwächst der Schlund nun mit den Rändern des primären Mundes, welcher später bloß neue Lippen erhält. Allein in Folge dieses Verwachsungsprocesses wird das Stomodäum an seinem äußeren Ende ebenfalls abgeschnitten: »so verliert dies auch seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm und liegt lose als eine vielfach gefaltete dicke Haut inmitten der Schlundhöhle«. »Lange bleiben die Zellen des encystirten Stomodäumsackes leben, denn die Flimmerung an der Innenfläche dauert fort; später pressen die Schlundwände die lose Haut zu einem strukturlosen dichten Klumpen zusammen, der nach und nach resorbirt wird.« Von den beiden Wandschichten der Schlundanlage soll nach Kleinenberg die innere nachher einer Reduction unterliegen; die Zellen »reichen [dann] nicht mehr hin die Schlundhöhle überall auszukleiden und ziehen sich in Gruppen zusammen, die als flache kurze Längsleisten den drei Wänden aufsitzen«. Kleinenberg meinte, dass diese »Reste des inneren Schlundepithels« verhornen und »Reibeplatten darstellen, die zum Zerquetschen der Nahrung dienen«, während die äußere Schicht der Pharyngealanlage sich zum definitiven Schlundepithel umgestalte, dessen Zellen »zu hohen Prismen auswachsen« und »eine feine, der Längsachse parallele Streifung ihres Protoplasmas erhalten«. Bevor diese eigenthümlichen Processe stattfinden, liefert jedoch die Schlundanlage zuerst noch jene drei langen, für die Gattung *Lopadorhynchus* charakteristischen Anhangsdrüsen des Pharynx. Sie wachsen nämlich aus den Wandungen der vereinigten Schlundsäcke hervor, wobei sich deren beide Schichten betheiligen, und von diesen soll nun wiederum die äußere Schicht zum bleibenden Wandungsepithel der schlauchförmigen Organe werden, die inneren Zellen dagegen, welche die eigentlichen Drüsenelemente vorstellen, sich an das geschlossene Schlauchende zurückziehen.

Was die Schlundmuskulatur anbelangt, so leitete Kleinenberg dieselbe mit Ausnahme einer geringen Anzahl dünner Muskelelemente, die bei der Larve zwischen dem Stomodäum und der äußeren Körperwand ausgespannt sind, ganz und gar von den ventralen und dorsalen, definitiven Längsmuskelbändern des Rumpfes ab.

Für die Anfangsstadien der Schlundbildung kann ich nun auf

Grund meiner eigenen Untersuchungen die Beobachtungen Kleinenberg's vollkommen bestätigen; in Bezug auf die weiteren, von ihm beschriebenen Vorgänge aber gehen unsere Resultate weit aus einander.

Die Bildung der epithelialen Wände der verschiedenen Abschnitte des Vorderdarmes.

Seine Beobachtungen resumirend, gelangte Kleinenberg zu der Schlussfolgerung, dass der Larvenösophagus vom definitiven Schlunde substituirt werde, dessen paare Anlage anfangs bloß die Bedeutung ganz untergeordneter Anhänge des ersteren habe. Dabei werde, wie eben ausführlich referirt, das ursprüngliche Stomodäum der Larve aus der endgültigen Organisation des Wurmes gänzlich ausgeschlossen. Eine derartige Continuitätsunterbrechung der Vorderdarmwandungen habe ich nirgends constatiren können und muss auf das Bestimmteste behaupten, dass sich dieselben im Verlaufe der ganzen Entwicklung vollkommen intact erhalten.

Das Stomodäalepithel der Larve von *Lopadorhynchus* besteht aus einschichtig angeordneten, großen Wimperzellen, deren Länge und Breite ihre Höhe sehr bedeutend übertreffen. Die mittellangen Flimmerhaare sitzen auf glänzenden Fußstücken, die in ihrer Gesammtheit an Schnitten den Eindruck eines stark lichtbrechenden Saumes hervorrufen. Im Protoplasma der Zellen ist eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete Strichelung zu bemerken, und die großen, blasigen Vollkerne sind mit einem oder zwei dunklen Kernkörperchen versehen. Diesen Charakter zeigen die Elemente im Bereiche des ganzen Vorderdarmes (*VD*) der Larve, die Außenränder der Mundöffnung mit inbegriffen (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 39, 40; Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 88—90; Taf. 17 Fig. 118). Nur an der Oberseite des Larvenösophagus findet man rechts und links dicht neben der Mittellinie je eine kleine Gruppe dichtgedrängter Zellen, die sich durch ein relativ geringes Quantum ihres dunkleren Protoplasmas und durch körnerreiche Zellkerne auszeichnen; das ist die paare Anlage des definitiven Schlundes.

Sich allmählich über die äußere Oberfläche der Stomodäumwand erhebend, erhalten die beiden Anlagen (*P*) eine kolbenförmige Gestalt. Ihre Zellen vermehren sich sehr rasch, und die peripheren Enden derselben werden allmählich dünner und länger, so dass diese Elemente lebhaft an die Zellen der jungen, noch nicht differenzirten Bauchplatten erinnern (Taf. 16 Fig. 77).

Die Bildung des Lumens in den anfangs soliden Schlundanlagen kommt meiner Ansicht nach nicht durch Delamination zu Stande, sondern kann viel eher auf einen Invaginationsprocess zurückgeführt werden. Von den Zellen der Schlundanlagen, welche nach Art von Radien in dem Verbindungspunkte mit dem Stomodäum zusammentreten, ziehen die mittelsten ihre Enden von der allgemeinen Innenfläche des Vorderdarmes nach und nach zurück, so dass die letztere in der Richtung der Achse dieser kolbigen Anhänge gleichsam nach außen vorgestülpt wird. Das Resultat hiervon ist ein Paar hohler Vorderdarmdivertikel. Mit der Größenzunahme dieser beiden Schlundsäcke (*P*) wird die Communication ihres Hohlraumes mit dem Lumen des Stomodäums immer deutlicher, und ihre Zellen zeigen dann ein ausgesprochen epitheliales Gefüge. Bald darauf erscheint nun auch die äußere Zellschicht, welche zum Theil vom Wandungsepithel der beiden Säcke ihren Ursprung nimmt; doch davon wird weiter unten noch ausführlicher die Rede sein (Taf. 13 Fig. 36, 37; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 88; Taf. 17 Fig. 118—120).

Indem die Binnenräume der beiden Schlundsäcke größer werden, vereinigen sie sich derart, dass die Pharyngealanlage einen breiten, taschenförmigen Anhang auf der Oberseite des Larvenösophagus vorstellt. Hierbei verwachsen jedoch die medialen Ränder der beiden Schlundsäcke nicht unmittelbar mit einander, sondern rücken nur sehr nahe zusammen. Die wenigen Zellen des Stomodäalepithels, welche die anfangs paaren Schlundanlagen bei ihrem Entstehen von einander trennten, sind nämlich noch sehr lange in der Mitte der nunmehr unpaaren Pharyngealtasche zu erkennen, obgleich sie sehr viel kleiner geworden sind. Ihr Protoplasma condensirt sich so zu sagen, so dass die Zellkörper einen viel geringeren Raum als vorher einnehmen (Taf. 17 Fig. 121). Endlich scheinen diese Zellen ganz und gar den Charakter der übrigen Elemente des Pharyngealepithels zu erhalten und entziehen sich so der Beobachtung.

Die Wände der Pharyngealtasche dehnen sich nun allseitig, besonders aber oben und auf beiden Seiten aus, wobei jedoch nirgends eine Abtrennung der Taschenränder vom Stomodäalepithel oder eine secundäre Verlöthung mit dem Entoderm oder mit den Rändern der primären Mundöffnung zu bemerken ist. Der ganze Darm bleibt eben vollkommen intact, und das Stomodäalepithel geht keineswegs zu Grunde, sondern unterliegt bloß einer durchgreifenden Metamorphose. Die sich hier abspielende Umwandlung beruht nämlich

darauf, dass sich die Wandungen der Pharyngealtasche zu einem cylindrischen Gebilde ausglätten und auf diesem Wege die Schlundröhre herstellen, deren untere Wand das vorläufig noch unveränderte Wimperepithel des larvalen Vorderdarmes bildet. Wie wir weiter sehen werden, umgiebt sich der Schlund von außen mit einer Schicht eigenthümlicher Muskelzellen, und zwar so, dass nur ein schmaler Längsstreifen an der Unterseite davon frei bleibt. Dadurch erhalten die Pharynxwände in ihrer ganzen übrigen Ausdehnung eine weit bedeutendere Festigkeit als alle anderen Abschnitte des Vorderdarmes, so dass die letzteren, da sie in der engen, primären Leibeshöhle keinen genügenden Raum mehr für sich finden, zeitweilig nach innen in das Lumen des Schlundrohrs hineingestülpt werden. Dann erscheinen sie an Schnitten thatsächlich als »eine vielfach gefaltete dicke Haut in der Schlundhöhle«, die von KLEINENBERG irrthümlich für das abgetrennte, dem Untergange geweihte Wimperepithel des Larvenösophagus gehalten wurde.

Der vordere und der größte Theil des unteren Abschnittes vom Stomodäalepithel verliert nachträglich seine Flimmerhaare und verwandelt sich in das ganz flache Epithel der definitiven Mundhöhle (*Oh*). Die Wandungen der letzteren sind beim ausgebildeten Wurme sehr dünn, zugleich aber außerordentlich umfangreich, wie das auch von vorn herein zu erwarten ist, wenn man in Betracht zieht, dass dieselben den durch die Mundöffnung vorgeschnellten Pharynx seiner ganzen Ausdehnung nach von außen zu bedecken haben. Wenn dagegen der Rüssel (*P*) — denn diese Rolle spielt eben hier das Schlundrohr — eingezogen ist und sich in Ruhe befindet, so wird das Mundhöhlenepithel theils vor, theils unter demselben verschiedenartig zusammengefaltet (Taf. 17 Fig. 122, 123).

Ein geringer Rest vom unteren Längsstreifen des ursprünglichen Stomodäalepithels, welcher sich zwischen den zusammenrückenden, unteren Rändern der Pharygealtaschenwandung eine Zeit lang unverändert erhält, scheint später in ähnlicher Weise wie längs der Mittellinie an der Oberseite des Schlundrohrs den Charakter der inneren Epithelwand des definitiven Pharynx anzunehmen.

Und auch der hintere Abschnitt des primären Vorderdarmes, welcher das Schlundrohr mit dem Entoderm verbindet, bleibt vollkommen erhalten. Er verwandelt sich endgültig in den dünnwandigen Ösophagus des Wurmes, der zwar ziemlich kurz, immerhin aber lang genug ist um bei Ausstülpung des Rüssels ein allzu straffes Recken des Mitteldarmes zu verhüten. Wenn der Rüssel eingezogen

ist, so bildet der Oesophagus ebenfalls Falten, die theils in die Schlundhöhle, theils ins Darmlumen zu liegen kommen.

Von einer Substitution des primären Vorderdarmes der Larve durch ein secundäres Organ, d. h. den Pharynx des ausgebildeten Wurmes, begleitet von einer totalen Rückbildung des ersteren, wie das KLEINENBERG behauptet hat, kann somit nicht die Rede sein. Das Stomodäalepithel behält seine ursprüngliche Continuität permanent bei und liefert durch einfache, histologische Metamorphose die bleibenden, epithelialen Wandungen der definitiven Mundhöhle, des Schlundes oder Rüssels und der kurzen Speiseröhre.

Der Bau des ausgebildeten Schlundes.

Vor Allem muss ich hier bemerken, dass die von mir untersuchten Exemplare von *Lopadorhynchus* wohl schon im Allgemeinen die ausgebildete Form, jedoch noch nicht die endgültigen Größendimensionen erreicht hatten; es waren also keine ausgewachsenen, sondern bloß junge Würmer, die aber die Larvenmetamorphose schon hinter sich hatten, und bei denen daher keine wesentlichen Organisationsveränderungen wenigstens im vorderen Körperabschnitte mehr zu erwarten waren.

Auf einem Querschnitt durch den mittleren Theil des ausgebildeten Schlundes hat das Lumen desselben die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Basis nach oben, die Spitze nach unten gerichtet ist. Das Pharyngealepithel, das aus der inneren Zellenlage der zweischichtigen, sackförmigen Schlundanlagen hervorgegangen ist, bildet drei verdickte Längsstreifen, welche die Mitte der drei Seiten des Dreiecks einnehmen. Im Bereich dieser leistenförmigen Epithelverdickungen sind die Zellkerne dicht gedrängt, und in einigen Zellen bemerkt man ziemlich große Vacuolen, in Folge dessen dieselben lebhaft an die einzelligen Drüsen der Haut erinnern. Was ihr Inhalt ist, weiß ich nicht; doch scheinen mir die Leisten keineswegs hart zu sein, wie das KLEINENBERG annahm. Eine derartige Beschaffenheit derselben würde jedenfalls der Ausstülpung des Rüssels in sehr bedeutendem Maße hinderlich sein, und zwar um so mehr, als das innere Epithel des Schlundes in den drei Winkeln des dreieckigen Pharynxlumens durchaus nicht unterbrochen, sondern nur sehr stark verdünnt ist, folglich sich noch mehr auszudehnen kaum fähig sein dürfte.

Die Ausdehnung der Innenschicht der Rüsselwand, die beim Vorschnellen des Schlundes unvermeidlich erscheint, kann meiner Meinung nach eben nur im Bereich der verdickten Stellen stattfinden, wo die Zellen dichter zusammengedrängt liegen. Dabei würden die Elemente, die im Ruhezustande des Rüssels eine schmale und hohe Gestalt haben, eine breite und flache Form annehmen.

Auf der beigefügten Abbildung (Taf. 17 Fig. 122), die einen Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Schlundes darstellt, erscheint dessen Lumen nur in den beiden oberen Ecken des Dreiecks abgeschlossen, während nach unten die Schlundhöhle mit der Mundhöhle (*Oh*) communicirt. In diesem Schnitte tritt die Continuität des inneren Pharyngealepithels (*P*), so wie dessen histologische Beschaffenheit, wie sie eben beschrieben wurde, deutlich zu Tage. An der Übergangsstelle der bezeichneten Zellschicht in das flache, dünne Epithel der Mundhöhle haben die Zellen ein ganz besonderes Aussehen. Sie sind hier sehr hoch und breit; ihre Kerne sind an die Basalfläche verlegt, und das helle Protoplasma enthält eine Menge glänzender Granula (*dr*, Taf. 17 Fig. 122, 123). Diese Elemente haben jedenfalls die Bedeutung einzelliger Drüsen. Da sie bei der Ausstülpung des Rüssels an dessen freien Vorderrand zu liegen kommen, so wird ihr Secret, vielleicht eine klebrige Masse, wahrscheinlich beim Fange und Festhalten der Beute eine gewisse Rolle spielen.

Die großen Drüsenzellen des Rüssels hat auch Kleinenberg auf seiner Fig. 45, welcher unserer Abbildung (Taf. 17 Fig. 122) vollkommen entspricht, dargestellt. Kleinenberg hatte jedoch die an dieser Stelle bestehende Communication des Pharynxlumens mit der Mundhöhle nicht bemerkt. Eben so wenig hatte er hier die Mundhöhle erkannt, obgleich sie in seiner Abbildung als ein schmaler Spalt nach innen von dem schmalen, quergestrichelten, bogenförmigen Streifen, der den Schlundapparat von unten her umgreift, eingezeichnet ist. Dieser bogenförmige Streifen ist nun nichts Anderes als die ventrale Mundhöhlenwand. Außerdem ist er über die Bedeutung der beiden seitlichen, vielkernigen Gewebsmassen, durch welche in seiner Abbildung die von den Buchstaben *sns* ausgehende Punktlinie hindurchzieht, und in welche nach seiner Darstellung die Schlundnerven eintreten, die von den Seitenlappen des Unterschlundganglions herkommen sollen, nicht ins Klare gekommen. Ein Vergleich mit unserer Abbildung zeigt uns, dass ein Theil der von Kleinenberg an den besagten Stellen gezeichneten Kerne dem stark

gefalteten, flachen Mundhöhlenepithel (*Oh*), sowie den ihm von außen anliegenden Muskelelementen angehört. Gleich darüber sieht man jederseits die querdurchschnittenen Pharyngealnerven (*Pn*) mit den sie begleitenden Ganglienzellen (*gP*) und neben ihnen näher zu den Wänden des Schlundrohrs befinden sich die Durchschnitte der zwei lateralen Drüsenschläuche (*Pd*), die hier in der Nähe in den Darmcanal einmünden.

Mit Ausnahme der Stelle, wo die beschriebenen einzelligen Drüsen (*dr*) liegen, ist das Pharyngealepithel überall ziemlich flach und unterscheidet sich folglich nur wenig vom Epithel sowohl der Mundhöhle, als auch des Ösophagus. Der Hauptunterschied der Wandungen dieser drei Vorderdarmabschnitte beruht vor Allem auf dem Vorhandensein einer ziemlich dicken Zellschicht, die das Schlundrohr von außen umgiebt und von Kleinenberg irrthümlich als eigentliches Schlundepithel gedeutet worden ist. In Wirklichkeit haben nun diese Elemente, wie wir gleich sehen werden, die Bedeutung einer besonderen, radialen Muskulatur des Rüssels.

Die bezeichnete Gewebsschicht (*Pmi*) besteht aus hohen prismatischen Muskelzellen, deren Längsachsen senkrecht auf der äußeren Oberfläche des Schlundrohrs stehen oder, was dasselbe ist, eine den Radien des letzteren parallele Richtung haben. Daher können diese Elemente in ihrer Gesammtheit als Radiärmuskulatur des Schlundes bezeichnet werden. Den Achsentheil einer jeden dieser Zellen nimmt hier der unveränderte Plasmarest mit dem Kern in der Mitte ein, während um denselben herum die feinen, glänzenden Muskelfibrillen eine contractile, periphere Mantelschicht herstellen, die das längsstreifige Aussehen der Zellen verursacht. Indem die Zellen mit ihrer Basis der glatten Schlundoberfläche aufsitzen und alle gleiche Höhe haben, sind sie einem hohen Cylinderepithel thatsächlich sehr ähnlich (Taf. 17 Fig. 122).

Nach außen ist die Radiärmuskulatur des Schlundes von einer dünnen Ringmuskelschicht bedeckt, und darauf folgen einige schwach entwickelten Längsmuskelbänder (*Pma*). Die beiden letzteren Schichten sind auch den Wänden der Mundhöhle und des Ösophagus eigen, und Alles zusammen wird sowohl hier als auch am Rüssel von dem allen inneren Organen zukommenden Peritonealepithel (*p*) umhüllt.

Endlich ist noch ein recht complicirtes System von Rüsselretractoren, die von der äußeren Körperbedeckung frei durch die Leibeshöhle zum Pharynx ziehen, vorhanden.

Die Innervirung des Schlundes hat KLEINENBERG in folgender Weise dargestellt. An beiden Seitenflächen des Pharynx ziehen zwei Längsnerven hin, die eine recht ansehnliche Anzahl in das Gewebe der Rüsselwandung eingestreuter Ganglienzellen begleitet. Die beiden Stämme sollen vermittels zweier Wurzelstränge, welche die Ringmuskelschicht des Schlundes durchsetzen, mit den unteren Schlundganglien in Verbindung stehen. Dabei hebt KLEINENBERG noch besonders hervor, dass er nicht ein Paar Muskeln für Nerven gehalten habe, dass ihm die beiden, neben den Unterschlundganglien zwischen der ventralen Körperwand und dem Pharynx ausgespannten Muskelbänder sehr wohl bekannt gewesen, und dass die besagten Nervenwurzeln diesen Muskeln an der Hinterseite fest angelagert seien.

Eine derartige Verbindung der Schlundnerven mit dem ersten Paare der Bauchmarkganglien habe ich nicht zu constatiren vermocht; abgesehen davon, erscheint aber diese Verbindung, wie sie mein Vorgänger beschrieben hat, auch nicht denkbar. Was KLEINENBERG hier als Ringmuskelschicht des Schlundes bezeichnet hat, ist nämlich nichts Anderes als die ventrale Mundhöhlenwand, wie ich bereits oben festgestellt habe. Hiernach müssten, um nach KLEINENBERG's Abbildung (Fig. 45) zu urtheilen, die Pharyngealnerven (*sus*), bevor sie zu den Geweben des Schlundes gelangen, nicht allein die Mundhöhlenwand durchsetzen, sondern sogar eine Strecke weit frei durch die Mundhöhle ziehen. Das ist natürlich nicht möglich.

Die beiden seitlichen Längsnervenstämme des Schlundes (*Pn*) sind in der That vorhanden und geben eine Reihe von Nebenästen ab. Nach vorn hin werden sie allmählich stärker und gehen schließlich auf die Wand der Mundhöhle über. An dieser Stelle sind die Schlundnerven von kleinen Nervenzellen umgeben, die ein Paar Pharyngealganglien (*gP*) bilden (Taf. 17 Fig. 122, 123); sich noch etwas mehr nach vorn hin fortsetzend, sind sie an der vorderen Mundhöhlenwand durch eine Quercommissur unter einander verbunden. Weiter habe ich an meinen Präparaten den Verlauf der Nerven nicht verfolgen können, doch glaube ich, dass sie hier irgendwo aus den Hirnconnectiven austreten müssen, wie das bei sehr vielen Anneliden der Fall ist. Außerdem haben wir gesehen, dass eine solche nervöse Verbindung zwischen den Hirnconnectiven und den Schlundanlagen schon bei der Larve besteht, wo sich von den ersteren auf dem Niveau des äquatorialen Ringsystems ein Paar Stämmchen (*Pnu*) abzweigt, das von uns als

untere Pharyngealnerven bezeichnet worden ist (Taf. 14 Fig. 40). Diese Nerven treten gerade an denjenigen Theil der oberen Stomodäumwand heran, welcher die beiden Schlundsäcke trägt und sich nachher in das Mundhöhlenepithel verwandelt.

Nach KLEINENBERG soll das Schlundnervensystem »ein abgelöstes Stück« vom Bauchstrange vorstellen. Das halte ich für sehr unwahrscheinlich, da ich die Bildung von Nervenzellen in den Wandungen der Schlundanlage selbst beobachtet habe, wo, wie wir sehen werden, zugleich auch primäre Sinnesorgane vorhanden sind.

Die Entwicklung der Muskulatur des Vorderdarmes.

Oben habe ich gezeigt, dass diejenigen Neuromuskelanlagen, die sich im Larvenintegument in der Nähe des Stomodäums befinden, gegen das letztere hin eine gewisse Anzahl primärer Muskelzellen ausscheiden. Hierher gehören die stomodäalen Neuromuskelanlagen (*unmv*) der unteren Ringnerven, die pharyngealen Anlagenpaare am unteren und oberen Rande des Prototrochs (*uPnm*, *oPnm*) und die äquatorialen Neuromuskelanlagen der Hirnconnective (*Unmv*), welche ebenfalls einen Theil ihrer Myoblasten an den Vorderdarm abgeben (Taf. 13 Fig. 36—38; Taf. 14 Fig. 40). Auf diese Weise kommt ein reichliches Zellmaterial für die Bildung der Muskulatur der Mundhöhle und des Ösophagus zu Stande.

Hierbei werden jedoch bei Weitem nicht alle Myoblasten aufgebraucht, die in den aufgezählten Neuromuskelanlagen ihren Ursprung nehmen. Eine recht erhebliche Menge derselben schließt sich nämlich den beiden Schlundsäcken (*P*) an und bildet auf deren Oberfläche eine lockere Schicht größtentheils spindelförmiger, dunkelkerniger Elemente (*Pma*), welche ziemlich lange in diesem halbdifferenzirten Zustande verharren (Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 88; Taf. 17 Fig. 118—120). Manchmal findet man hier Mitosen, so dass also in diesem Falle die jungen Muskelzellen sich durch Theilung vermehren, was oben auch schon erwähnt wurde.

Allmählich nimmt die beschriebene Zellanhäufung an Dicke zu und verwandelt sich in eine ziemlich compacte, deutlich geschichtete Masse, welche den aus der Vereinigung der paaren Schlundanlagen hervorgegangenen taschenförmigen Anhang des Vorderdarmes von außen umgiebt (Taf. 17 Fig. 121). Diese Zellmasse liefert nun die ganze Muskulatur des Schlundes, doch haben sich derselben

inzwischen noch Elemente anderen Ursprungs beigesellt, die ihre innerste, dem Pharyngealepithel unmittelbar angrenzende Schicht bilden und schon jetzt ein anderes Aussehen als die Zellen der äußeren Lagen annehmen.

Die Außenschicht der Schlundanlage von *Lopadorhynchus* war auch meinem Vorgänger sehr gut bekannt. Doch hatte Kleinenberg weder deren Herkunft noch das weitere Schicksal derselben richtig verstanden, indem er meinte, dass diese Zellmassen durch Abspaltung vom Epithel der Schlundsäcke gebildet würden und sich nachträglich in das vermeintlich äußere Epithel des definitiven Pharynx verwandelten. Das letztere hat sich nun, wie ich oben aus einander gesetzt habe, als eine besondere Radiärmuskelschicht des Rüssels erwiesen.

Als ich die vorhin aufgezählten Neuromuskelanlagen entdeckte, welche Myoblasten an das Stomodäum hin abgeben, glaubte ich, dass sich die ganze Außenschicht der Schlundanlage aus Elementen derartigen Ursprungs zusammensetze. Noch aus Neapel theilte ich Kleinenberg diese Ansicht, sowie meine übrigen, damals noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen über die Entwicklung und den Bau des Schlundes von *Lopadorhynchus* mit, worauf er mir in einem Briefe vom 13. Juni 1889 Folgendes erwiderte:

»In Betreff des Baues und der Entwicklung des Schlundes erlaube ich mir dagegen meine Angaben zunächst noch aufrecht zu erhalten. Ich weiß nicht, ob Sie ganz erwachsene *Lopadorhynchus* untersucht haben — bei diesen fand ich, wenn der Schlund stark erweitert war, recht weite Strecken zwischen den Leisten oder Wülsten, auf denen keine Zellen (das würde nichts bedeuten!) aber auch keine Kerne sich erblicken ließen. Doch gebe ich die Möglichkeit zu, dass dennoch äußerst dünne Elemente vorhanden sind: ich legte auf die Sache kein besonders großes Gewicht. Dass der Umstand Ihnen aber von Wichtigkeit ist, begreife ich — Sie wollen die Muskeln der äußeren Schicht nicht frei endigen lassen. Aber sind es wirklich Muskeln? Dass an der entsprechenden Stelle bei einigen Syllideen z. B. Fasern vorkommen, die Muskeln sein können, habe ich auch bemerkt, doch die contractile Natur dieser Schicht bei *Lopadorhynchus* bezweifle ich. Und ehe ich mich überzeugt habe, dass meine Präparate in dieser Hinsicht sehr unnatürlich verändert waren, halte ich auch daran fest, dass diese Schicht durch Abspaltung von den ursprünglichen Anlagen des Schlundes und nicht durch Auflagerung entsteht.«

Ich hielt es für meine Pflicht, diese letzte Äußerung des mir sehr befreundeten und von mir hoch geschätzten Forschers, von dessen Hinscheiden ich Kenntnis erhielt, als die russische Ausgabe meiner Arbeit sich gerade im Druck befand, hier wörtlich wiederzugeben.

Bezüglich der innersten Lage des Zellmaterials, das sich auf der Oberfläche der Schlundsäcke ansammelt, war ich nachher lange Zeit ungefähr derselben Ansicht wie KLEINENBERG, ohne jedoch für deren Bildung einen einfachen Delaminationsprocess anzunehmen. Es schien mir nämlich, dass die besagten Elemente in situ entständen, indem sie einzeln aus dem Epithel der Schlundanlagen auswanderten, um sich zwischen diesem Epithel und der äußeren Masse von Myoblasten, die aus den benachbarten Neuromuskelanlagen des Integuments hierher gelangt sind, zu einer einfachen Schicht anzuordnen. Später jedoch, nachdem ich den wahren Sachverhalt bei einer anderen, für die betreffende Untersuchung weit günstigeren Larvenform kennen gelernt hatte, habe ich mich auch bei der *Lopadorhynchus*-Larve von der Irrthümlichkeit dieser Ansicht überzeugt. Eine Auswanderung von primären Muskelzellen aus dem einschichtigen, ectodermalen Epithel der Schlundanlage findet zwar thatsächlich statt, allein nicht an deren ganzer Oberfläche, wie ich anfangs glaubte, sondern nur an gewissen, ganz bestimmten Stellen.

Im jungen Pharyngealepithel fand ich seitlich neben der Mittellinie zwei Gruppen mittelgroßer, birnförmiger Nervenzellen (*nz*), an welche die beiden kurzen, oberen Schlundnerven (*Pno*) der Larve herantreten, die vom Ringnerven des Prototrochs (*Rn*) ausgehen. Die bezeichneten Zellen liegen genau an der Stelle, wo die Schlundanlage (*P*) mit dem Stomodäum (*VD*) zusammenhängt (Taf. 17 Fig. 118, 120, 121). Hier befinden sich nun zwei Bündel von Sinneszellen, neben welchen Myoblasten aus den Elementen des Pharyngealepithels gebildet werden. In älteren Stadien, die etwa den Fig. 8 und 9 der Arbeit KLEINENBERG's entsprechen, treten die eben beschriebenen Verhältnisse vollkommen klar zu Tage. Dort erkennt man ganz deutlich ein Paar typischer Neuromuskelanlagen, welche an die Anlage des dorsalen, medianen Drüsenschlauches jederseits unmittelbar angrenzen, sowie den Zusammenhang ihrer Sinneselemente mit den oberen Schlundnerven. Leider habe ich es versäumt, eine Abbildung von diesen Organen anzufertigen.

Die hier entstehenden Myoblasten breiten sich in einer ein-

fachen, aber continuirlichen Schicht auf der ganzen Oberfläche des sich entwickelnden Schlundes aus, indem sie sich unter den spindelförmigen, jungen Muskelzellen der äußeren Lagen hindurchdrängen. Da vermehren sich nun die aus dem Pharyngealepithel hervorgegangenen, contractilen Elemente auch noch durch Theilung, worauf die nicht selten vorkommenden Kernmitosen hindeuten.

In den basalen, dem Epithel des Schlundes zugewandten Theilen der eben besprochenen Myoblasten erscheint bald eine glänzende Strichelung des Protoplasmas, worauf die Kerne eine länglich ovale Form und zugleich eine derartige Lage annehmen, dass ihre Längsachse senkrecht gegen die Oberfläche des jungen Pharynx gerichtet erscheint. Die glänzenden Fasern verlängern sich nach und nach in derselben Richtung, bis sie die Zellen ihrer ganzen Länge nach durchsetzen, und verwandeln sich so in jene Muskelfibrillen, auf denen das längsstreifige Aussehen der prismatischen Elemente der radiären Schlundmuskulatur (*Pmi*) beruht (Taf. 17 Fig. 122).

Wenn ich nicht irre, so entstehen Elemente für die Radiärmuskelschicht auch noch seitlich an den unteren Rändern der Schlundanlagen. Das ist um so wahrscheinlicher, als hier im ausgebildeten Rüssel zwei Bündel von Sinneszellen vorhanden sind, an die von den Schlundganglien (*gP*) her ein Paar Zweige der Pharyngealnerven (*Pn*) herantreten (Taf. 17 Fig. 122).

Somit entsteht die Radiärmuskulatur des Rüssels aus dem ectodermalen Epithel der Schlundanlage, indem die betreffenden Myoblasten in besonderen Neuromuskelanlagen gebildet werden, die sich als einfache Sinnesorgane des Vorderdarmes erweisen.

Die oberflächlichen Schichten der äußeren Zellmassen der Schlundanlage gehen, wie wir sahen, aus anderen Bildungsherden hervor. Ihre länglichen Zellkerne liegen im Allgemeinen parallel zur Oberfläche der Schlundsäcke, später des Schlundrohrs, und in den Myoblasten selbst werden die Muskelfibrillen in zwei Hauptrichtungen ausgeschieden. So entstehen aus ihnen die schwache Ringmuskelschicht und die Längsmuskelbänder des Rüssels, sowie dessen Retractoren. An der Bildung der letzteren betheiligen sich außerdem aber noch Muskelzellen, die sich in den benachbarten, peripheren Neuromuskelanlagen entwickeln und sich zwischen der Haut und dem Schlundrohre ausspannen.

Die Anhangsdrüsen des Schlundes.

Die Entwicklung der drei langen, drüsigen Anhänge des Pharynx habe ich selbst nicht verfolgt. Dennoch bin ich mit der KLEINENBERG'schen Darstellung der endgültigen Differenzirung dieser Organe nicht einverstanden; derselben widerspricht ihr definitiver Bau, der von meinem Vorgänger auch nicht richtig gedeutet worden ist.

Die Lagebeziehungen und das allgemeine Aussehen der in Rede stehenden Gebilde sind schon seit den ersten Untersuchungen der Gattung *Lopadorhynchus* durch GRUBE und CLAPARÈDE bekannt. Diese Organe stellen im ausgebildeten Zustande drei außerordentlich lange, cylindrische Anhänge (*Pd*) vor, die dort in die Mundhöhle (*Oh*) einmünden, wo das Pharyngealepithel (*P*) in die Wandung der ersteren übergeht. Der eine Anhang ist dorsal median, während die beiden übrigen lateral und mehr an der ventralen Seite des Rüssels gelegen sind. Die beiden letztgenannten Organe öffnen sich in den bezeichneten Abschnitt des Vorderdarmes dicht neben den oben beschriebenen, großen, körnigen Drüsenzellen (*dr*) des vorderen Rüsselendes (Taf. 17 Fig. 122, 123). Von hier aus erstrecken sich die langen Drüsenanhänge weit nach hinten durch mehrere der vorderen Rumpfsegmente und liegen hier vollkommen frei in der Leibeshöhle.

Nach KLEINENBERG's Auffassung sollen die Schlundanhänge hohle Schläuche vorstellen, deren Wände aus einer einzigen Schicht dünner, plattenförmiger Elemente bestehen, während »das eigentliche Secretionsgewebe« im blinden Schlauchende »eine compacte Masse« bilde. »Doch findet man selten«, sagt KLEINENBERG weiter, »ein wirkliches Lumen in der Drüse; gewöhnlich ist der ganze Ausführungsgang prall mit den, von den Zellen am Grunde ausgeschiedenen Fäden erfüllt, die schon CLAPARÈDE beschrieben hat.«

In der That lässt sich in den drei Schlundanhängen kein Lumen erkennen, jedoch aus einem anderen Grunde, als KLEINENBERG glaubte. Die genannten Organe sind nämlich vollkommen compacte Gebilde und bestehen aus einer großen Anzahl außerordentlich langer, dünner Drüsenzellen (*Pd*), die fest an einander gelegt und parallel zur Längsachse der cylindrischen Anhänge angeordnet sind. Dieses Verhalten ist eine der Ursachen, warum die Inhaltsmasse der Schläuche bisher für fibrillär gehalten wurde. Die Länge der einzelnen Zellen ist verschieden, so dass man am vorderen Ende der Organe, wo deren eine recht ansehnliche

Zahl die Innenfläche des Pharyngealepithels erreicht (Taf. 17 Fig. 123), auf dem Querschnitte stets eine bedeutend größere Menge quer-durchschnittener Drüsenelemente antrifft, als weiter hinten (Taf. 17 Fig. 124 *a—d*).

Ganz am Hinterende (*d*) der Anhänge ist die Anzahl der Zellen sehr gering, doch erscheinen sie hier auf dem Querschnitte recht groß, enthalten eine ansehnliche Menge feinkörnigen Protoplasmas und einen großen, runden Kern mit deutlichem Nucleolus und einigen dunklen Chromatinkörpern. Ich denke, diese Elemente stellen denjenigen Theil des Gewebes vor, wo durch Theilung neue Zellen entstehen, die dann von hier aus allmählich nach vorn hin vorrücken, um an die Stelle der außer Thätigkeit gesetzten Drüsenzellen zu treten. In einiger Entfernung vom Hinterende der Schläuche (*c*) sind die Zellen immer noch ziemlich groß, beginnen aber bereits sich in die Länge zu strecken. Dabei ist ihr histologischer Charakter schon ein anderer: der Kern ist kleiner geworden, etwas abgeflacht und an die Zellwand verschoben; das Protoplasma hat nur in einigen Elementen sein körniges Aussehen bewahrt, während es in den übrigen Zellen heller geworden ist und sich in eine durchsichtige, homogene Masse verwandelt hat. Alle Elemente scheinen nun von einer dünnen, aber festen Zellmembran umgeben zu sein, welche ein Zusammenfließen des in den einzelnen Zellen enthaltenen, flüssigen Inhalts verhindert. Dasselbe ist auch auf der ganzen übrigen Strecke bis zum Vorderende der Pharyngealanhänge hin der Fall. Noch weiter nach vorn (*b*, *a*) werden die mit demselben hellen Secret angefüllten Zellen immer länger und dünner, wobei ihre wandständigen Kerne einen ganz dunklen Farbenton und eine ganz flache Form annehmen und sich ebenfalls stark in die Länge ausziehen. Die langen Endstücke der Drüsenelemente sind schließlich sehr dünn geworden; zu einem cylindrischen Bündel vereinigt, versenken sie sich in das Pharyngealepithel und gelangen auf diese Weise bei Ausstülpung des Rüssels mit der Außenwelt in Berührung (Taf. 17 Fig. 123, 124).

Die Entleerung des Drüsensecrets wird wahrscheinlich durch Platzen der Zellwand am freien Ende der Zellen bewerkstelligt, wonach die betreffenden Elemente vermuthlich zu Grunde gehen. Eine Erneuerung ihrer Thätigkeit halte ich für kaum möglich, da sich in den vordersten Zellen auch nicht eine Spur unveränderten Protoplasmas nachweisen lässt.

Von außen sind die Schlundanhänge ihrer ganzen Länge nach

von einer dünnen, ununterbrochenen Schicht glänzender Muskelfasern umgeben, die sich in gestreckten Spiralgängen um die centrale Zellmasse winden. Und hierin liegt der zweite Grund dafür, dass bei Beobachtung der langen Drüsenanhänge des Pharynx in toto deren Inhaltsmasse für fibrillär gehalten werden konnte. Die einzelnen Muskelfasern (*ms*) sind mit langgestreckten, dunklen Zellkernen versehen, die auf Schnitten sehr gut zu erkennen sind (Taf. 17 Fig. 123, 124).

Die beschriebene muskulöse Hülle der Pharyngealdrüsen wird jedenfalls, wie das auch KLEINENBERG für das vermeintliche Außenepithel dieser Organe annahm, aus der äußeren Zellschicht der Schlundanlagen entstehen, jedoch meiner Ansicht nach nur aus jenen oberflächlichen Myoblasten, die von den benachbarten Hautneuromuskelanlagen herrühren, denn sie entspricht der dünnen Ringmuskelschicht des Rüssels. Die Contractionen dieser Spiralfaserschicht werden nun auf die Drüsenzellen einen derartigen Druck ausüben, dass deren Inhalt gegen das Vorderende der Schlundanhänge hingedrängt wird, in Folge dessen die Zellmembran am freien Ende der Elemente platzen, und das Drüsensecret sich nach außen ergießen muss.

Nach außen von der Muskelschicht befindet sich endlich noch ein dünnes Peritonealepithel (*p*), welches somit die äußerste Hülle der Pharyngealanhänge bildet. Diese stammt, wie überall, offenbar von den Mesodermsomiten her. Die Peritonealschicht ist an ihren Kernen zu erkennen, die eine flache, ovale Gestalt haben und, wenn man sie von der Fläche betrachtet, sehr viel heller sind als die Kerne der Muskelfasern (Taf. 17 Fig. 123, 124).

Was das Drüsensecret betrifft, so dürfte es vielleicht eine toxische Wirkung auf die Beuteobjecte ausüben, die der pelagische Raubwurm mit seinem kräftigen, muskulösen Rüssel ergreift.

Das sogenannte Bauchschild.

Im Vorhergehenden ist mehrfach von einem besonderen, ectodermalen Organ die Rede gewesen, das nach KLEINENBERG's Auffassung ein larvales Skeletgewebe vorstellen soll und von ihm als Bauchschild bezeichnet worden ist. Dieses Gebilde (*Bs*) hat eine annähernd herzförmige Gestalt und liegt im vorderen Theile an der Bauchseite der unteren Hemisphäre der Larve. Mit seiner vorderen Breitseite stößt es an die untere Stomodäumwand an und sperrt mit

seinen Seitentheilen die beiden Bauchplatten aus einander, die es später, wenn sie median zusammenrücken, hier zum Theil von der Körperoberfläche in die Tiefe zurückdrängt (Taf. 14 Fig. 39, 41).

Die Structur des Bauchschildes stellte sich KLEINENBERG eben so wie beim Kopfschilde vor. Er meinte nämlich, dass auch hier die Hauptmasse des Gewebes, das nach außen vom Ectoderm des Integuments bedeckt sei, aus großen, blasigen Zellen bestehe, die mit einem flüssigen Inhalte angefüllt seien und durch gegenseitigen Druck eine polyedrische Gestalt angenommen hätten.

Außerdem beschrieb KLEINENBERG noch eine besondere, median in die Masse des Bauchschildgewebes eingesenkte Bauchdrüse, die aus langen, kolbigen Elementen mit dünnen, peripheren Enden und großen, ovalen Zellkernen zusammengesetzt sei. Ihr Protoplasma soll sich gewöhnlich dunkel färben und bald eine Menge »eckiger Concremente« enthalten, bald heller oder »fast homogen, aber stark lichtbrechend« erscheinen. Die verlängerten, dünnen Außenenden der Drüsenzellen sind schräg nach vorn gerichtet und enden alle zusammen am Boden einer röhrenförmigen, mit Flimmerhaaren ausgekleideten Integumentvertiefung. Dieses Röhrchen, an dessen Grunde Ersatzzellen entstehen sollen, öffnet sich dicht hinter dem Munde nach außen. KLEINENBERG hielt es für möglich, dass das ganze Gebilde, dessen Zellen in Folge ihrer Konkremente »an manche Nierenepithelien wirbelloser Thiere» erinnern, die bei der *Lopadorhynchus*-Larve fehlenden Nephridien functionell ersetze.

Die Lage des »Bauchschildes« und der »Bauchdrüse«, so wie den Bau der letzteren hat KLEINENBERG im Allgemeinen richtig beschrieben; allein auch hier hatte er die Structur des ersten von diesen beiden Gebilden, die meiner Beobachtung nach zusammen ein einheitliches Drüsenorgan vorstellen, nicht richtig erkannt.

Wie beim sog. Kopfschilde, so erreichen auch in diesem Falle alle Elemente mit ihren distalen Enden die äußere Körperoberfläche im Bereiche der medianen Hauteinsenkung. Die mittleren Zellen des Organs, welche die KLEINENBERG'sche Bauchdrüse (*Bd*) vorstellen, endigen in der Tiefe dieser trichterförmigen Grube, während beiderseits von ihnen die Enden derjenigen Elemente an die Trichterwandung herantreten, die das sog. Bauchschild (*Bs*) bilden. Alle diese Zellen sind an ihren Innenenden kolbig verdickt und nach außen in einen dünnen, peripheren Fortsatz ausgezogen. Ihre Anordnung ist eine derartige, dass die medianen Zellen gerade nach

hinten gerichtet sind, die lateralen Elemente aber nach beiden Seiten aus einander weichen, wesshalb sie an Sagittalschnitten quer durchschnitten erscheinen (Taf. 14 Fig. 39, 41; Taf. 16 Fig. 96—99; Taf. 17 Fig. 100, 108—110, 117).

Die Zellen, welche die Hauptmasse des Schildes bilden, sind mit einem durchsichtigen, homogenen Inhalt angefüllt. Das eigentliche Protoplasma ist hier auf ein unregelmäßiges, lockeres Netzwerk reducirt, dessen äußerst zarte Fäden an der Zellmembran haften. Die meist wandständigen Kerne erscheinen gleichsam zusammengedrückt und weisen die verschiedensten, eckigen Formen auf. Diese Elemente haben meiner Meinung nach schon die Endphase ihrer Drüsenthätigkeit erreicht und sind bereit, ihr Secret nach außen zu entleeren, was vermuthlich durch Zerreißen der Zellwand am freien, peripheren Zellende erfolgt. Eine Wiederherstellung der Zellen zu erneuter Thätigkeit halte ich auch hier für unwahrscheinlich.

Die medianen Elemente haben ein ganz anderes Aussehen, wie das auch KLEINENBERG richtig erkannt hatte. Sie besitzen einen ovalen oder runden Vollkern, der mit deutlichen Chromatinkörnern und einem ziemlich großen Nucleolus ausgestattet ist. Ihr helles Protoplasma enthält eine Menge glänzender Granula, die zu gewundenen Strömungsfiguren dicht an einander gereiht sind. Diese Zellen erscheinen niemals so prall aufgebläht, wie die vorhergehenden. Zwischen beiden Zellarten findet man aber eine Reihe von Übergangsformen, welche seitlich gleich neben den mittleren Elementen liegen. Den letzteren in der allgemeinen Färbung ihres Protoplasmas sehr ähnlich, zeigen sie jedoch nicht mehr deren Strömungsfiguren und Granula, die hier gleichsam gequollen und zu einer halbflüssigen, nur noch theilweise körnigen Inhaltsmasse zusammengeflossen sind.

Hiernach glaube ich nicht zu irren, wenn ich die medianen Zellen als Elemente auffasse, die am Beginn ihrer Drüsenthätigkeit sind. In dem Maße, wie in ihnen das Secret reift, rücken die Zellen immer mehr nach beiden Seiten und ersetzen auf diese Weise die äußersten, lateralen Bauchschildelemente, die ihren Inhalt bereits entleert haben. An Stelle der ersteren mögen aber neue treten, die wahrscheinlich durch Theilung aus denjenigen medianen Zellen hervorgehen, in welchen die Secretion noch nicht begonnen hat.

Die Flimmerhaare, welche man in der äußeren, trichterförmigen Einsenkung des Bauchschildes beobachtet, sind durchaus kein speci-

fisches Eigenthum dieses Drüsenorgans. Sie gehören vielmehr den Elementen des Bauchwimperstreifens (*Bc*) an, der sich vom Flimmerepithel des Mundes (*Oh*) längs der ventralen Medianlinie ohne Unterbrechung bis zum hinteren Rumpfende der Larve hinzieht. Dieser Streifen besteht aus zwei Reihen ziemlich flacher, aber breiter Wimperzellen, wie das auch KLEINENBERG beschrieben hat. Meinerseits habe ich nur hinzuzufügen, dass die runden, bläschenförmigen Kerne auch recht groß sind und einen starken, dunklen Nucleolus enthalten, und dass im Protoplasma jene Strichelung deutlich hervortritt, welche bei der Larve von *Lopadorhynchus* überhaupt allen Flimmerepithelien eigen ist (Taf. 14 Fig. 39—43; Taf. 16 Fig. 99; Taf. 17 Fig. 115, 117).

Wie in der oberen Hemisphäre, so finden wir auch hier wiederum im medianen Ectodermstreifen der Bauchseite bis zur Analregion und noch darüber hinaus eine gewisse Anzahl einzeln zerstreuter Drüsenzellen (*bs*), deren Inhalt und histologischer Charakter an die Elemente des Bauchschildes erinnern. Diese Zellen liegen zumeist neben den medialen Rändern der Bauchplatten und öffnen sich hier auch nach außen (Taf. 14 Fig. 39, 43; Taf. 16 Fig. 97, 98; Taf. 17 Fig. 103—106).

Die Entwicklung und Differenzirung der Mesodermstreifen.

Oben habe ich die Angaben KLEINENBERG's über die Bildung und Differenzirung der Mesodermstreifen kurz zusammengefasst und kann daher hier zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen direct übergehen.

Bei der Larve von *Lopadorhynchus* kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Mesodermstreifen ihren Bildungsherd im Ectoderm haben.

Jene typischen Urmesodermzellen, die bei vielen Annelidenlarven in der Zweizahl vorkommen und gewöhnlich in der primären Leibeshöhle liegen, sind hier nicht vorhanden. Bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* werden sie durch zwei terminale Zellgruppen ersetzt, welche am Hinterende der Bauchplatten in das Ectoderm eingesenkt sind. Da nun die letzteren besonders in jüngeren Entwicklungsstadien sich in bedeutendem Abstande von der Mittellinie und somit auch von dem Orte befinden, wo sich der Urmund geschlossen haben muss, d. h. also wo Ecto- und Entoderm am Rande des Blastoporus mit einander

zusammenhingen, so kann im vorliegenden Falle gar nicht die Rede davon sein, dass die ersten Elemente der Mesodermstreifen vom Entoderm abstammen.

Selbst wenn wir annehmen, dass in jenen ganz jungen Entwicklungsstadien, die weder KLEINENBERG noch mir zu Gesicht gekommen sind, wirklich ein Paar aus dem unteren Keimblatte hervorgegangener Urmesodermzellen vorhanden seien, so würde sich kaum eine gute Erklärung dafür auffinden lassen, was diese Zellen veranlasst haben könnte, in das Ectoderm einzudringen und sich dort in epitheliale Elemente des einschichtigen, äußeren Keimblattes zu verwandeln. Solch ein Stadium aber, wo zwischen Ecto- und Entoderm keine einzige Zelle zu erkennen ist, der man die Bedeutung einer Urzelle des gesammten, secundären Mesoderms zuschreiben könnte, existirt in der Entwicklungsgeschichte von *Lopadorhynchus* thatsächlich.

Bei der jüngsten, von KLEINENBERG untersuchten Larve haben sich die Bauchplatten als durchaus einschichtige Ectodermgebilde erwiesen, deren Zellen mit ihren verdünnten, peripheren Enden alle ohne Ausnahme bis an die äußere Körperoberfläche reichen. Und dieses wurde durch Macerationspräparate zweifellos nachgewiesen.

So junge Entwicklungsstadien habe ich selbst allerdings nicht untersucht. Allein an nur wenig älteren Larven tritt noch mit aller wünschenswerthen Klarheit hervor, dass die Zellen, die den Mesodermstreifen den Ursprung geben, als epitheliale Elemente der äußeren Keimschicht einverleibt sind.

Durchmustert man eine Frontalschnittserie von einer solchen, noch ganz jungen Trochophora von der Stelle ausgehend, wo nachträglich die Analöffnung durchbricht, so erblickt man ein wenig nach vorn von der letzteren zunächst jenes symmetrische Paar Neuromuskelanlagen, welches oben als rudimentäre Analcirren gedeutet worden ist. Nach einem kleinen Zwischenraume beginnen sodann die Bauchplatten, die in diesem Falle quer durchschnitten sind. Hier stoßen wir vor Allem auf die Randneuromuskelanlagen, die zusammen mit den Seitennerven die Hinterenden der Bauchplatten umgreifen, und unmittelbar darauf erscheinen die Bildungsherde des secundären Mesoderms.

Die beiden terminalen Zellgruppen der Mesodermstreifen (*MP*) nehmen in den jungen Bauchplatten einen relativ bedeutenden Raum ein, so dass wir sie auf zwei oder drei auf einander folgenden Schnitten der Serie vorfinden. Und bei besonders großen

Larven treffen wir sie auf einer noch größeren Zahl successiver Schnitte an. An die bezeichneten Zellgruppen schließen sich medial die an den Bauchnerven (*vn*) gelegenen, ventralen Randneuromuskelanlagen (*vnm*) der Bauchplatten, seitlich die entsprechenden lateralen Organe (*lnm*), welche die beiden Seitennerven (*ln*) begleiten, an.

Diese Endzellen des secundären Mesoderms zeichnen sich durch bedeutende Dimensionen und besonders durch sehr große Kerne aus. Die letzteren sind entweder leicht oval oder ganz rund und nehmen im Ganzen einen mittelstarken Farbenton an, während der Nucleolus und ihre zahlreichen, kleinen Chromatinkörperchen sich sehr dunkel färben. Der nach innen abgerundete, ziemlich plasmareiche Zellkörper ist stets mit einem verjüngten, peripheren Fortsatze versehen, welcher bis an die äußere Körperoberfläche heranreicht, wovon man sich auch an Schnittpräparaten sehr gut überzeugen kann (Taf. 17 Fig. 103). In den beschriebenen Elementen sieht man nicht selten karyokinetische Figuren, deren Richtung darauf hinweist, dass die neugebildeten Zellen bei ihrem Entstehen anfangs auch noch unmittelbar an die Körperoberfläche zu liegen kommen (*MP*, Taf. 17 Fig. 104).

Verfolgt man die Frontalschnittserie weiter, so erblickt man etwas kleinere Zellen (*M*), die in der Tiefe der Ectodermschicht gelegen sind. Von den nach außen gelegenen Elementen (*MP*) unterscheiden sich diese Zellen durch das Fehlen des peripheren Fortsatzes; sie haben denselben eingezogen und sich auf diese Weise ganz von der äußeren Oberfläche entfernt (Taf. 17 Fig. 105). Auf den nächstfolgenden Schnitten treffen wir ähnliche, aber nur noch kleiner gewordene Zellen (*M*) an, die jedoch hier bereits ganz nach innen von der allgemeinen, inneren Grenze des Ectoderms liegen und von letzterem durch eine scharfe, helle Linie getrennt sind. Auf einigen dieser Schnitte sind jederseits bloß je zwei oder drei solche Zellen vorhanden; sie erscheinen etwas abgeflacht und sind zunächst in einer einfachen Schicht angeordnet (Taf. 17 Fig. 106, 101).

Alle diese Elemente bilden, nachdem sie ihren Mutterboden verlassen haben, ein Paar kurzer, einschichtiger Mesodermstreifen. Diese liegen in dem spaltförmigen Raume der primären Leibeshöhle, bleiben aber nach hinten in ununterbrochenem Zusammenhange mit den im Ectoderm befindlichen, terminalen Zellgruppen, von denen sie einen beständigen Zuschuss an neuen Zellen erhalten.

Die eben dargestellten Verhältnisse treten sehr deutlich auf vertikalen Längsschnitten der Bauchplatten hervor. Als Beispiel

habe ich einen derartigen Schnitt von einer nur wenig älteren Larve als die vorhergehende abgebildet (Taf. 17 Fig. 107). Außer dem Mesodermpol (*MP*), der aus großen, bis an die Oberfläche reichenden Zellen besteht, und dem darauf folgenden, einschichtigen Theile des Mesodermstreifens (*M*) lässt sich hier bereits ein kurzer, zweischichtiger Abschnitt am Vorderende der Bauchplatte unterscheiden. In diesem Theile werden die Zellen schon beträchtlich kleiner, woraus man schließen kann, dass die von vorn nach hinten fortschreitende Zweischichtigkeit der Mesodermstreifen auf eine Theilung der Elemente innerhalb der Streifen selbst zurückzuführen ist. Und dieses beweisen denn auch die hier vorkommenden Mitosen.

Auf dem erwähnten Präparate (Taf. 17 Fig. 107) lassen sich die gegenseitigen Beziehungen zwischen den ectodermal gelegenen Bildungsherden der Mesodermstreifen (*MP*) und den gangliösen Anlagen des Bauchmarks (*gB*) sehr schön erkennen. Zwar stoßen hier am Hinterende der Bauchplatten die Zellen dieser Gebilde nach Art von Elementen ein und desselben einschichtigen Epithels hart an einander, doch ist der Unterschied zwischen ihnen so gut ausgeprägt, dass die Grenze zwischen den beiden verschiedenen Anlagenpaaren auf den ersten Blick in die Augen fällt. In den Ganglienleisten sind die Zellen bei einer spindelförmigen Gestalt schräg nach vorn und innen gerichtet, und ihre hellen Kerne haben eine länglich ovale Form. Außerdem sind die letzteren gewöhnlich bedeutend kleiner, als die meist ganz runden Kerne der großen, terminalen Mesodermstreifenzellen, die am kernhaltigen Innenende stark verdickt sind und sich nach hinten neigen.

Berücksichtigt man diese Kennzeichen, so ist es nicht schwer, die Grenze zwischen den mesodermalen und gangliösen Anlagen selbst auf solchen Querschnitten durch die Bauchplatten zu bestimmen, wo sich auf ein und demselben Schnitte Elemente von beiden Gebilden befinden. Wir sehen dann im Ectoderm bei einer Einstellung die großkernigen Zellen der hinteren Mesodermstreifenenden (*MP*), bei leichter Drehung der Mikrometerschraube aber die dicht davor gelegenen Spindelzellen der Bauchmarkanlagen (Taf. 17 Fig. 105).

Noch deutlicher erscheint die Abgrenzung der Mesodermpole gegen die Hinterenden der Ganglienleisten auf Sagittalschnitten von älteren Larven, wenn die neuroepithelialen Zellen des sich entwickelnden Bauchmarks kleiner geworden (Taf. 17 Fig. 108) und die hinteren Commissuren (*a**), welche jederseits die Bauch- und Lateral-

nerven mit einander verbinden, schärfer hervorgetreten sind (Taf. 17 Fig. 109). Die Contouren der beiden Arten von Anlagen sind dann auch an Totopräparaten schon gut sichtbar (Taf. 14 Fig. 39).

Ich wiederhole hier somit nochmals, dass die Elemente des secundären Mesoderms und des definitiven Rumpfnervensystems von Anfang an je ein Paar vollkommen selbständiger Anlagen vorstellen, die bloß unmittelbar an einander grenzen.

An den Hinterenden bleiben die Mesodermstreifen sehr lange einschichtig, während sie vorn auf einer immer größer werdenden Strecke zweischichtig werden. Gleichzeitig treten aus den lateralen und ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten (*lnm*, *vnm*) primäre Myoblasten (*dm*) aus, die eine spindelförmige Gestalt annehmen und von unten her derartig in das feste Gewebe der Mesodermstreifen eindringen, dass sich die letzteren in eine Reihe paarer und metamerer, solider Mesodermsomite theilen. Mit dem Längenwachsthum der Streifen nimmt dann auch die Zahl ihrer segmentalen Abschnitte zu. Dieses vollzieht sich anfangs jedoch sehr rasch, so dass man den Eindruck erhält, als würde eine relativ große Anzahl paarer Mesodermsegmente gleichzeitig gebildet (Taf. 17 Fig. 107—112).

Allem Anscheine nach befindet sich also die Metamerie der Mesodermsomite in einer gewissen Abhängigkeit von der metameren Anordnung der ventralen und wahrscheinlich auch lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Die beiden Somitreihen (*M*), in welche die Mesodermstreifen sich gliedern, liegen anfangs in ziemlich bedeutendem Abstande von einander (Taf. 14 Fig. 42, 43; Taf. 17 Fig. 111). Mit den Bauchplatten gleichen Schritt haltend, rücken sie später näher an die Mittellinie des Körpers, und zu dieser Zeit entsteht in den einzelnen Somiten, wie gewöhnlich, durch Spaltung derselben in ein viscerales und parietales Mesodermblatt die secundäre Leibeshöhle (Taf. 17 Fig. 113—115).

Die Beobachtung des ersten Auftretens der paaren und metameren Abschnitte des Cöloms ist im vorliegenden Falle allerdings mit recht bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft. Da das innere und äußere Keimblatt bei der Larve von *Lopadorhynchus* überall einander sehr genähert sind, so ist hier die primäre Leibeshöhle auf ein Minimum reducirt. Indem nun das voluminöse Entodermepithel,

beschwert durch seinen reichlichen Vorrath an Nährstoffen, von oben den Somiten aufliegt, wirkt es dem Auseinanderweichen der beiden Mesodermblätter geradezu entgegen. Die letzteren werden eben anfangs durch das Entoderm so fest auf einander gepresst, dass der Delaminationsspalt zwischen ihnen kaum zu erkennen ist. Andererseits wachsen vom Ectoderm aus die kolbenförmigen Anlagen der Borstendrüsen nach innen vor und verursachen dadurch von außen her einen Druck auf die hohlen Mesodermsomite. In Folge dessen erhalten die letzteren die Gestalt doppelwandiger Kappen, die an einen Gummiball erinnern, bei dem die eine Hälfte in die andere hineingestülpt worden ist. Endlich wäre noch zu bemerken, dass die Grenzlinien der im Entstehen begriffenen Körpersegmente in ziemlich kleinen Abständen auf einander folgen, so dass die absolute Größe der einzelnen Cölomsäcke eine recht geringe ist. Das dürften meiner Ansicht nach die Ursachen gewesen sein, in Folge deren sowohl, als auch der ungünstigen Einwirkung der von ihm erwählten Conservirungsmethode KLEINENBERG die typische Delamination in den Mesodermsomiten der *Lopadorhynchus*-Larve nicht erkannt hat.

Aus dem Vorhergehenden ist es ferner ersichtlich, dass sich die erste histologische Differenzirung der proximalen und distalen Wände der Cölomsäcke zu einer Zeit abspielen muss, wo diese beiden Blätter noch nicht aus einander gewichen sind. In dem Maße, als dann die schweren Nährstoffe in den Entodermzellen aufgebraucht werden, wird der Druck des inneren Keimblattes auf die darunter gelegenen Gebilde geringer, so dass sich nunmehr die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle leichter erweitern können. Und dennoch werden dieselben zunächst erst bloß um die jetzt doppelten Borstensäcke herum deutlicher, welche, bedeckt vom parietalen Mesodermblatt, sich gegen das Visceralblatt und mit diesem zusammen gegen die äußere Oberfläche des Mitteldarmes anstemmen (Taf. 17 Fig. 116).

Die primären Muskelzellen (*dm*), die sich in die Spalten zwischen den einzelnen Paaren der Mesodermsomite eingedrängt hatten, erscheinen beim Auftreten der Segmenthöhlen zwischen die hinteren und vorderen, epithelialen Wände der successiven Cölomsäcke (*M*) eingeschlossen. Somit wären auf dieser Entwicklungsstufe bei der Larve von *Lopadorhynchus* echte Dissepimente vorhanden (Taf. 17 Fig. 113, 114), die aber später verschwinden. Ihre muskulösen Elemente schließen sich dann den schräg transversalen Muskelbändern an, wie ich das oben bereits erwähnt habe.

Wenn die Cölomhöhlen größer werden, so rücken die medianen Wände der hohlen Mesodermsomite von beiden Seiten her an einander und bilden zusammen mit den primären Muskelzellen, die sich in der Sagittalebene zwischen der Haut und dem Entodermepithel in vertikaler Richtung ausspannen, ein ebenfalls provisorisches, ventrales Darmmesenterium (Taf. 17 Fig. 115, 116). Von demselben bleiben nachher auch bloß die vom Peritonealepithel bedeckten Muskelelemente übrig, die dazu dienen, den Mitteldarm in seiner Lage zu erhalten (Taf. 17 Fig. 127). Ein ähnliches Mesenterium wird jedenfalls auch dorsal zu Stande kommen müssen, allein erst bedeutend später, wenn nämlich die äußersten Seitentheile der Somite, die ja auf beiden Seiten des Körpers allmählich nach oben vorwachsen, über dem Darm zusammentreffen.

In den parietalen Wänden der Cölomsäcke sind die Zellen des einschichtigen Mesodermepithels schon von Anfang an im Allgemeinen höher, doch nimmt ihre Höhe innerhalb der lateral und medial an die Chätopodienanlagen (*bo*) angrenzenden Partien noch mehr zu. Hier verwandeln sich die Elemente in die Myoblasten der hämalen und neuralen Längsbänder (*hm*, *nm*) der secundären Körpermuskulatur (Taf. 17 Fig. 115, 116). Diese Myoblasten erscheinen anfangs unter der Form von typischen Epithelmuskelzellen, indem an ihrer Basis in entgegengesetzter Richtung longitudinale Fibrillen hervorwachsen, die an der Außenfläche einer jeden Zelle eine seitlich comprimirte, bandförmige, stark glänzende Muskelfaser bilden. Später, wenn der größte Theil des Protoplasmas der Myoblasten in der Production von Fibrillen aufgegangen ist, tritt der epitheliale Charakter dieser Elemente weniger deutlich zu Tage.

Die vier Längsbänder der Körpermuskulatur sind die einzigen Muskeln des Wurmes, die aus Elementen der Mesodermstreifen, d. h. aus dem secundären Mesoderm entstehen.

Die Myoblasten dieser Muskeln haben anfangs eine metamere Anordnung, da sie jene Theile der parietalen Wände der hohlen Somite einnehmen, die sich zwischen den successiven Segmentgrenzen befinden. Nachher aber wachsen ihre contractilen Fasern über die Grenzen des betreffenden Somites hinaus, indem sie sich sowohl nach vorn, als auch nach hinten in das Gebiet von mehreren auf einander folgenden Segmenten hinein verlängern. Dabei behalten die secundären Längsmuskelfasern ihre Lage dicht unter dem

Integumente beständig bei und drängen sich nach außen von den Quermuskelbändern, die auf den Segmentgrenzen entstanden, hindurch. Das ist nun in so fern möglich, als die besagten, primären Muskelbündel, die mit ihren medialen und lateralen Enden an der Haut befestigt bleiben, sich zu dieser Zeit mit ihren mittleren Partien schon vom Ectoderm abgehoben haben.

In allen übrigen Theilen werden die Außenwände der Cölomsäcke immer dünner und verwandeln sich so allmählich in das ganz flache Peritonealepithel (*p*), welches alle mit dem Integument in Verbindung stehenden Gebilde bekleidet. Zu den letzteren gehören natürlich auch die Borstensäcke, die zu keiner Zeit das Gewebe der betreffenden Mesosodermsomite durchbohren, wie das KLEINENBERG angab, sondern von demselben gegen die secundäre Leibeshöhle hin beständig bedeckt bleiben (Taf. 17 Fig. 115, 116, 125—127).

Die visceralen Wände der Cölomsäcke sind schon bei ihrem ersten Auftreten dünner. Dieselben werden sehr rasch noch bedeutend dünner, während sie dem parietalen Mesodermblatt noch fest anliegen, und treten erst dann ganz deutlich zu Tage, wenn sich die Segmenthöhlen etwas zu erweitern beginnen. Zu dieser Zeit aber sind die Elemente des visceralen Blattes bereits zu ganz flachen, plattenförmigen Zellen geworden, deren ebenfalls abgeflachte Kerne ziemlich weit von einander entfernt liegen. Bei ungeeigneter Conservirung oder Färbung des Objectes erhält man daher nur allzu leicht den Eindruck, als wäre hier kein continuirliches Epithel, sondern bloß einzeln daliegende Zellen vorhanden. Hierauf wird wahrscheinlich auch die Ansicht KLEINENBERG's, dass sich das vermeintlich »secundäre« Darmperitoneum bei *Lopadorhynchus* aus freien, sich von den »Muskelplatten« ablösenden Zellen zusammensetze, beruhen.

Diese Ansicht KLEINENBERG's halte ich für durchaus unrichtig, da mir, wenigstens während der Larvenentwicklung, nirgends derartige, frei gewordene Elemente des secundären Mesoderms zu Gesichte gekommen sind. Allerdings kommen in der primären Leibeshöhle gesonderte Zellen vor, doch ist deren Herkunft, wie wir sahen, eine ganz andere. Es sind das jene primären Muskelelemente (*Dm*), welche auf die innere Oberfläche der Mesodermsomite gerathen und nachher der schwach entfalteten Ringmuskulatur des Darmes den Ursprung geben. Diese Myoblasten wahrscheinlich hatte KLEINENBERG in ihrer Gesammtheit als ein primäres Darmperitoneum

aufgefasst, das in Wirklichkeit also nicht vorhanden ist, und somit kann auch von einer Substitution desselben durch eine ähnliche, secundäre Hüllmembran nicht die Rede sein.

Das Peritonealepithel des Darmes (*p*) bildet sich eben nur ein einziges Mal und setzt sich, wie gewöhnlich, aus den Visceralblättern der einzelnen, hohl gewordenen Mesodermsomite zusammen (Taf. 17 Fig. 113—116, 122—127).

Was nun die secundäre Kopfhöhle anbelangt, so erscheint sie erst sehr spät. Ihre Bildung habe ich nicht mit genügender Genauigkeit verfolgt, da sich die *Lopadorhynchus*-Larve dafür im höchsten Grade ungeeignet erwiesen hat. Allein die Thatsachen, die ich in dieser Hinsicht habe ermitteln können, weisen auf das Bestimmteste darauf hin, dass auch hier die definitive Kopfhöhle vom ersten Segmenthöhlenpaare des Rumpfes her ihren Ursprung nimmt.

Auch im vorliegenden Falle verharrt das vorderste Somitpaar (*MI*) sehr lange in einem unentwickelten Zustande, d. h. es bleibt für lange Zeit solid und aus wenigen Zellen bestehend (Taf. 14 Fig. 42). Wann sich aber in demselben die Cölomhöhlenbildung vollzieht, kann ich nicht genau angeben.

Blutgefäße fehlen sowohl dem ausgebildeten hier als auch der Larve von *Lopadorhynchus* vollkommen, worin ich Kleinenberg's Angabe vollkommen bestätigen muss.

Wenn wir aber berücksichtigen, dass bei anderen Ringelwürmern der Binnenraum des Gefäßsystems als ein Rest der primären Leibeshöhle erscheint, und dass die Wände des Bauch- und Rückengefäßes aus den median zusammenrückenden, epithelialen Wandungen der Cölomsäcke hervorgehen, so lassen sich auch bei *Lopadorhynchus* vergängliche, mit primärer Leibeshöhlenflüssigkeit erfüllte, longitudinale Hohlräume unterscheiden, die dem Vas ventrale und dorsale der übrigen Anneliden entsprechen. Als solche können wir die verengten Abschnitte der primären Leibeshöhle auffassen, welche eine kurze Zeit lang unter und über dem Darme zwischen den sich gegenseitig nähernden, rechten und linken Peritonealblättern der provisorischen Darmmesenterien bestehen.

Aus Elementen der Mesodermstreifen entwickeln sich noch die Geschlechtsdrüsen, deren Anlagen aber erst sehr spät erkennbar werden. Sie entstehen aus Zellen des Peritonealepithels, welches die Excretionscanäle der Segmentalorgane bedeckt, und die Wimpertrichter der letzteren haben jedenfalls einen ähnlichen Ursprung.

Die Geschlechtsdrüsen und Nephridien.

Über diese Organe von *Lopadorhynchus* habe ich bereits früher in den Sitzungsberichten der biologischen Section der Warschauer Naturforschergesellschaft eine Mittheilung veröffentlicht (1890*A*). Da ich dort die wichtigsten Resultate meiner diesbezüglichen Beobachtungen dargestellt hatte, so will ich das damals Mitgetheilte, dem ich jetzt einige erläuternde Abbildungen (Taf. 17 Fig. 125—127) hinzufüge, hier fast wörtlich wiedergeben.

Nach KLEINENBERG's Darstellung kommen die Eierstöcke und Samendrüsen bei *Lopadorhynchus* in jener späten Entwicklungsperiode zum Vorschein, wo das junge Thier schon fast alle Charaktere der ausgebildeten Form erhalten hat. Es sollen da die Anlagen der Gonaden unmittelbar aus dem Ectoderm entstehen und zuerst als kleine, in die Leibeshöhle vorspringende Hügel erscheinen, in denen man einen nach außen offenen Invaginationsspalt erkennen könne.

Hier sei daran erinnert, dass KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* die Segmentalorgane nicht hat auffinden können, und dieser Umstand ist es gerade, der ihn zu einer irrthümlichen Auffassung von der Sache geführt hat.

Nephridien oder Segmentalorgane sind nun auch hier vorhanden und haben im ausgebildeten Zustande einen vollkommen typischen Bau. Sie sind mit einem offenen Wimpertrichter (*Tr*) versehen, auf welchen ein ziemlich dünner, fast gerader Nierenschlauch (*N*) folgt, der ein intracelluläres Lumen besitzt und sich durch einen einfachen Hautporus nach außen öffnet. Das ganze Organ verläuft längs der oberen, lateralen Grenze der neuralen Längsmuskulatur (*nm*) und liegt hier dem Integumente fest an; gegen die Leibeshöhle hin ist es vom Peritonealepithel (*p*) bedeckt, in welches sich das Flimmerepithel des Trichters ununterbrochen fortsetzt. Der nach vorn hin offene Wimpertrichter befindet sich auf der Grenze zweier benachbarter Segmente, von wo aus sich der Excretionscanal in gerader Richtung nach hinten fast durch das ganze folgende Segment erstreckt. Daher kommt die äußere Öffnung des Organs in dem hinteren Theil des betreffenden Metamers, und zwar dicht hinter das Parapodialganglion (*gp*) der entsprechenden Seite zu liegen.

Die definitive Zahl der Nephridien kann ich nicht genau angeben, da ich keine ganz ausgewachsenen Exemplare von *Lopadorhynchus* zu meiner Verfügung gehabt habe. Die jungen Individuen der beiden

Arten verhalten sich jedoch in dieser Beziehung verschieden. Die kleinere, breitere Form, wahrscheinlich *L. brevis*, hatte bei 10 vollkommen ausgebildeten Segmenten immer bloß zwei Paar, dafür aber gut entwickelter Nephridien, die sich im 6. und 7. Rumpfsegmente befanden. Bei der anderen Art, *L. krohnii*, dagegen fand ich bei 14 ausgebildeten Segmenten die Nephridien schon in allen hinteren Segmenten, angefangen vom 6., jedoch in einem mehr oder minder unvollendeten Zustande.

Die Geschlechtsdrüsen (*or*) unterscheiden sich ihrem Baue nach eigentlich in keiner Weise von den Ovarien oder Samendrüsen der übrigen Anneliden. In Bezug auf Zahl, Anordnung im Körper und Entwicklungsgrad halten sie vollkommen gleichen Schritt mit den Nephridien. Ihrer Gestalt nach birnförmige Körper vorstellend, sitzen die Gonadenanlagen den hinteren Enden der Nierenschläuche derart auf, dass sie dieselben mit ihrem verjüngten, distalen Theile auf dem Niveau der Parapodialganglien umgreifen. Dabei erweist sich ihre Basalschicht, das eigentliche Lager der Urkeimzellen, als ein modificirter Abschnitt des die Segmentalorgane bekleidenden Peritoneums.

Bei jüngeren Exemplaren habe ich manchmal bemerkt, dass die noch aus relativ wenigen, dicht zusammengefügten Zellen bestehenden Gonaden etwas hinter den Parapodialganglien ihres Segments gelegen waren, so dass sie sich gerade über der äußeren Öffnung der betreffenden Nierenschläuche, deren hinterem Ende fest angepresst, befanden. Auf einem Querschnitt, der genau eine solche Stelle getroffen hat, werden wir nun bei undeutlicher gegenseitiger Abgrenzung der Elemente der Haut, des Nierenschlauches und der Keimdrüse, was bei ungeeigneter Behandlung des Objects leicht eintreten kann, ein Bild erblicken, wie es Kleinenberg in seiner Fig. 58 auf Taf. 13 dargestellt hat. Mit einem Worte, wir erhalten dann eben den falschen Eindruck, als wenn sich das Ectoderm zur Bildung der Gonadenanlage nach innen eingestülpt habe.

Bei einem Zusammentreffen mit Prof. Kleinenberg in Neapel (im Jahre 1889) hatte ich das Vergnügen, von ihm selbst zu hören, dass er die ihm von mir mitgetheilte Erklärung seines Untersuchungsfehlers vollkommen überzeugend finde. Kleinenberg war um so mehr bereit, sich meiner Auffassung anzuschließen, als ihn selbst schon seine Beobachtung über die Gonadenentwicklung nicht befriedigte, wie er mir das bereits vorher im oben erwähnten Briefe geschrieben hatte.

Es unterliegt somit keinem Zweifel mehr, dass auch bei *Lopadorhynchus*, wie bei den Ringelwürmern überhaupt, die Geschlechtsdrüsen aus dem Peritonealepithel entstehen, d. h. aus den Wandungen der secundären Leibeshöhle, in letzter Instanz also aus Elementen der Mesodermstreifen.

Die Entwicklung der Segmentalorgane oder sogenannten Metanephridien habe ich bei *Lopadorhynchus* nicht untersucht und kann daher nicht mit Bestimmtheit angeben, woher deren Hauptbestandtheile ihren Ursprung nehmen. Was den Wimpertrichter betrifft, so scheint mir die Continuität des inneren Flimmerepithels desselben mit dem ihn bedeckenden Peritoneum unmittelbar darauf hinzuweisen, dass diese Theile sich aus den Wänden der Cölomsäcke und folglich ebenfalls aus Mesodermstreifenzellen entwickeln müssen. Ob nun der Nierenschlauch durch das Auswachsen des blinden Trichterendes nach hinten zunächst in Gestalt einer einreihigen Zellschnur zu Stande kommt, die nachher der Länge nach durchbohrt wird und so eine intracelluläre Canallichtung erhält, oder aber als besondere, selbständige Anlage entsteht, lässt sich nicht ohne Weiteres aus den fertigen Structurverhältnissen erschließen. Die äußere Öffnung endlich, wahrscheinlich auch ein ganz kurzes Endstück des Nephridialcanals werden jedenfalls genetisch dem Ectoderm angehören.

Wie Kleinenberg, so habe auch ich keine larvalen Excretionsorgane vom Typus der sogenannten Protonephridien bei *Lopadorhynchus* auffinden können. Möglicher Weise sind sie hier dennoch vorhanden und lassen sich bei der lebenden Larve bloß in Folge des undurchsichtigen, rothen oder braunen Entodermpigments nicht unterscheiden. Hat man aber diese zarten Organe nicht beim lebenden Objecte gesehen, wo sie durch die Flimmerbewegung im Excretionscanal und den Endzellen gewöhnlich leichter bemerkbar sind, so ist es ein äußerst schwieriges, wenn nicht ganz fruchtloses Unternehmen, dieselben auf Schnitten im bunten Gewirr der verschiedenen Organe und Gewebsmassen, die bei der *Lopadorhynchus*-Larve im engen Raume der spaltförmigen, primären Leibeshöhle dicht zusammengedrängt sind, aufsuchen zu wollen.

Zweiter Theil.

Vergleiche und Schlüsse.

Die Bestandtheile des Annelidenmesoderms.

Wenn wir die Mesodermgebilde der in dieser Beziehung von uns ausführlich betrachteten drei Annelidenformen, *Psygmobranchus*, *Polygordius* und *Lopadorhynchus*, mit einander vergleichen, so ergiebt sich für dieselben folgende Übereinstimmung. In allen drei Fällen gehören zu den Bestandtheilen des sogenannten Mesoderms bei der jungen Larve: 1) provisorische Muskeln, 2) eine gewisse Anzahl mesodermaler Gebilde, größtentheils auch wieder Muskeln, die sich am Aufbau des ausgebildeten Wurmkörpers betheiligen, und 3) die Mesodermstreifen, aus welchen verschiedene, jedoch nur bleibende Gewebe und Organe hervorgehen.

Die Gesammtheit der Elemente, welche den unter 1) und 2) zusammengefassten Gebilden den Ursprung geben, habe ich behufs einer einfacheren Darstellungsweise früher (1889) Parenchym, in den beiden ersten Hauptabschnitten der vorliegenden Abhandlung embryonales Mesenchym genannt. In meinem Aufsatze über die Abstammung der Anneliden (1890 *A*) bezeichnete ich diese theilweise ganz heterogenen, entweder noch rudimentären oder bereits functionirenden Mesodermgebilde zusammen als primäres Mesoderm, um dadurch ihre Unabhängigkeit von den Mesodermstreifen, d. h. vom secundären, cölomatischen Mesoderm oder dem Cölothelium, wenn wir uns der neueren Terminologie Haeckel's (1896) bedienen wollen, hervorzuheben.

Um etwaigen Missverständnissen vorzubeugen, wäre noch Folgendes zu bemerken. Der Begriff des primären Mesoderms, wie ich ihn auffasse, entspricht nicht dem, was Hatschek (1885 *B*) unter dieser Bezeichnung verstand, da er hierher ausschließlich provisorische Mesodermgebilde der Larve zählte. Eben so wenig decken sich mein embryonales Mesenchym der Annelidenlarven und der allgemeine Mesenchymbegriff, wie er von den Gebrüdern Hertwig (1881) aufgestellt worden ist, denn zu dem letzteren wurden auch diejenigen Elemente gerechnet, die durch Auswanderung aus dem Epithel der secundären Leibeshöhle, dem Hertwig'schen Mesoblaste, unserem secundären Mesoderm, entstehen.

Als geeignetste Bezeichnung für den in Rede stehenden Complex von embryonalen Gebilden bei den Ringelwürmern erscheint mir nun der Ausdruck primäres Mesenchym. Dann könnten ähnliche Gewebe der Entwicklungsformen, die von Derivaten der Mesodermstreifen, also vom Cölothel ihren Ursprung nehmen, im Gegensatz zu den ersteren secundäres Mesenchym genannt werden. Dabei wären die Begriffe primäres Mesoderm und primäres Mesenchym identisch.

Die primären Mesenchymgebilde.

Hierher gehören bei den Anneliden außer den betreffenden, noch undifferenzirten Elementen, die man in jüngeren Entwicklungsstadien im Blastocöl, resp. in der primären Leibeshöhle, antrifft, sämmtliche provisorischen Larvenmuskeln, ein großer Theil der definitiven Muskulatur der ausgebildeten Formen, gewisse Binde- und Stützgewebe und vielleicht noch primäre Amöbocyten oder Wanderzellen, über deren Vorkommen bei Larven und Embryonen von Ringelwürmern in der Litteratur einige Angaben vorhanden sind.

Zu den primären Mesodermgebilden werden von verschiedenen Autoren ferner die Larvennieren oder Protonephridien gerechnet. Auch ich habe diese Ansicht vertreten (1890 A) und außerdem noch die Nierenschlauchanlagen der Segmentalorgane oder Metanephridien als zum primären Mesoderm gehörige Elemente gedeutet. In den letzten Jahren ist jedoch über die Morphologie und Phylogenie des Excretionssystems der Ringelwürmer so viel geschrieben worden, dass ich es vorziehe, dieses interessante Capitel aus der Annelidenorganisation mir für ein anderes Mal vorzubehalten, um so mehr als ich hier keine neuen Thatsachen mitgetheilt habe, und meine Untersuchungen an anderen Objecten noch nicht vollkommen abgeschlossen sind.

Die vergänglichen Primärmuskeln der Entwicklungsformen.

Das Vorkommen provisorischer oder larvaler Muskeln bei Ringelwürmern, in deren Entwicklung ein freischwimmendes Trochophorastadium auftritt, ist schon längst bekannt. Bei den meisten Polychäten erscheinen diese Muskeln sehr früh und sind schon zu einer Zeit in voller Thätigkeit, wenn sich die Mesodermstreifen noch in

einem ganz rudimentären Zustande befinden, häufig sogar schon in jener frühen Entwicklungsperiode, wo die besagten Streifen noch gar nicht vorhanden, sondern an ihrer Stelle erst die beiden sie producirenden Urmesoblasten da sind.

Die larvale Muskulatur erreicht je nach der Lebensweise der Larven einen verschiedenen Grad der Ausbildung. Sie ist am complicirtesten bei denjenigen Trochophoraformen, die relativ lange pelagisch herumschwimmen und sich folglich für einen selbständigen Nahrungserwerb und den Kampf mit den verschiedensten Factoren des umgebenden Mediums möglichst vollkommen haben anpassen müssen. Umgekehrt finden wir dieses Muskelsystem auf ein Minimum reducirt, wenn die Larven, schon vom Ei her mit einem großen Vorrath an Nährstoffen ausgestattet, längere Zeit keiner neuen Nahrungszufuhr von außen bedürfen und ihre erste Jugend in der sie umhüllenden und schützenden Schleimmasse verbringen, in welcher die Eier abgelegt waren.

Zur ersten von diesen beiden Kategorien gehören hauptsächlich die freilebenden, räuberischen Vertreter der großen, formenreichen Gruppe der Meeresanneliden. Dennoch lässt sich das nicht als allgemeingültige Regel aufstellen, da auch die Larven von einigen Röhrenwürmern hierher gerechnet werden müssen. Beispielsweise seien hier einerseits die Larven von *Lopadorhynchus* und der übrigen Phyllodociden, andererseits die Larven der Chätopteriden angeführt; unter den letzteren fand ich bei *Phyllochaetopterus* die Larvenmuskulatur sogar noch viel stärker entfaltet, als bei den eben genannten Errantien.

Am wenigsten ausgebildet sind die vergänglichen Muskeln im Allgemeinen bei den Larven der Sedentaria, wofür *Psygmobranchus* aus der Familie der Serpuliden und die Terebelliden als Beispiele dienen können. Doch gehören dieser zweiten Kategorie auch wiederum gewisse Raubanneliden an, die nach Art der festsitzenden Formen sich aus dotterreichen, in einem gemeinsamen Schleimklumpen oder in der Wohnröhre des Mutterthieres abgelegten Eiern entwickeln. So fehlen z. B. nach den Angaben von Goette (1882), Salensky (1882 B), von Wistinghausen (1891) und Wilson (1892) bei einigen *Nereis*-Arten die Larvenmuskeln vollständig.

Zwischen den eben geschilderten Extremen ließe sich natürlich eine ganze Reihe von Übergangsstufen aufstellen. Es liegt aber nicht in meiner Absicht, alle bei den Annelidenlarven vorkommenden Varianten der provisorischen Muskulatur zu beschreiben, sondern

ich will mich hier bloß auf die Aufzählung der constantesten Larvenmuskeln beschränken.

Die Mehrzahl der Meeresanneliden besitzt im Trochophorastadium provisorische Längsmuskeln, die aus der oberen Hemisphäre in die untere ziehen und sich auf verschiedener Höhe am Integument inseriren. Von ihnen befindet sich gewöhnlich ein Paar auf der Bauchseite, das andere auf der Rückenseite, jedoch ist die Zahl dieser Muskelstränge manchmal eine bedeutend größere, wie z. B. bei *Lopadorhynchus*, bei den übrigen Phyllodociden und bei *Phyllochaetopterus*. Häufig beobachtet man dabei einen unpaaren Bauchmuskel, der in der Gegend des Scheitelwimperorgans seinen Ursprung nimmt und zum Munde, resp. dem Stomodäum, in nähere Beziehung tritt; manchmal setzt er sich auch noch in der unteren Hemisphäre bis in die Analregion hin fort. Außerdem haben die Polychätenlarven eine gewisse Anzahl subcutaner Ringmuskeln, welche die Wimperringe begleiten. Unter diesen ist der Prototrochmuskel am beständigsten und erreicht den höchsten Grad der Ausbildung; mit dem Fehlen des präoralen Wimperkranzes fällt auch dieser Muskel fort, wie z. B. bei den Chätopteriden. Der Trochophora von *Nereis* fehlt er übrigens ebenfalls, obgleich hier der Prototroch vorhanden ist. Als vergängliche Gebilde erweisen sich ferner einige Muskeln des Stomodäums und des larvalen Mundes.

Für die Oligochäten, die sich ja ohne Metamorphose entwickeln, ist eine ganz minimale Ausbildung der provisorischen Muskulatur charakteristisch. Derselben gehören vielleicht die bereits sehr früh functionirenden Schlundmuskeln derjenigen Formen an, welche die sie umgebende Eiweißmasse des Cocons schlucken. Allerdings sind bei den Embryonen der Lumbriciden auch noch vergängliche Längsmuskeln beschrieben worden, doch ist deren Ursprung vorläufig noch nicht genügend festgestellt. Nach der Darstellung von Bergh (1890 C) sollen dieselben aus Elementen der Mesodermstreifen hervorgehen, wogegen Vejdovsky (1892) der Meinung ist, dass sie sich aus Zellen des Larvenmesenchyms entwickeln; leider lässt sich aber aus seinen Angaben von der Natur des letzteren Gewebes keine klare Vorstellung gewinnen.

Unter den Hirudineen verhalten sich die Rhynchobdelliden ähnlich, wie die Oligochäten, während in der Entwicklung der Kieferegel bekanntlich ein im Eiweiß schwimmender und sich von demselben nährender, larvenähnlicher Embryo vorkommt. Bei diesem finden wir unter der Larvenhaut eine stark entwickelte, provisorische

Muskulatur, die zusammen mit der ersteren nachher zu Grunde geht. Es sind da diffus vertheilte Ringmuskeln und compactere Längsmuskelbänder vorhanden. Die Vergänglichkeit dieser Muskeln war schon Rathke (1862) bekannt, der auch ihre Anordnung in allgemeinen Zügen bereits richtig dargestellt hatte; ausführlicher beschrieb dieselben dann Bergh (1885 A, B). Er lieferte zugleich den Nachweis, dass die ersten Muskeln des Larvenschlundes, eben so wie dieser ganze Darmabschnitt, während der Metamorphose durch entsprechende Neubildungen ersetzt werden.

Von den Gephyrei chaetiferi entspricht die *Echiurus*-Larve dem allgemeinen Trochophoratypus der Meeresanneliden vollkommen. Salensky (1876) und besonders Hatschek (1880) stellen die Larvenmuskulatur dieser Form ganz ähnlich dar, wie sie z. B. der Larve von *Polygordius* eigen ist. Außerdem besitzt aber *Echiurus* noch ein besonderes System von Ringmuskeln an dem vom adanalen Wimperkranze umgebenen, unteren Polfelde der Trochophora. Ferner hat Hatschek (Fig. 22, 24) auf der Bauchseite der *Echiurus*-Larve zwischen den beiden Bauchmarkhälften einen medianen Faserstrang abgebildet, der mir nichts Anderes zu sein scheint, als der ventrale, unpaare Muskel der unteren Hemisphäre.

Bezüglich der übrigen Echiuriden besitzen wir nur die unvollständigen Angaben von Conn (1886) über die Larve von *Thalassema*, aus denen man schließen kann, dass auch hier wenigstens einige der typischen Trochophoramuskeln vorhanden sein müssen. Auch *Bonellia* hat wahrscheinlich ein larvales Muskelsystem, doch lässt sich aus der von Spengel (1879) gelieferten Beschreibung nicht ersehen, was für Muskeln hier eine provisorische Bedeutung haben, und welche in die definitive Organisation mit hinüber genommen werden.

Die bleibende, primäre Muskulatur der ausgebildeten Formen.

Nicht alle Muskeln der Annelidenlarven, die man allgemein als provisorisch betrachtet hat, gehören dieser Kategorie von vergänglichen Gebilde auch wirklich an. Da keine anderen Ursprungsquellen der bleibenden Muskeln bekannt waren, so wurde die Ansicht, dass die ganze definitive Muskulatur der Ringelwürmer durchaus aus Elementen der Mesodermstreifen entstehen müsse, allmählich zum Dogma erhoben. Nun hatte man aber mit denjenigen

Fällen zu rechnen, die keineswegs selten sind, sondern vielmehr die Regel bilden, wo die freischwimmenden Larven schon functionirende Muskeln besitzen, lange bevor die Mesodermstreifen zu völliger Ausbildung gelangt sind. Sich den Ursprung solcher Muskeln auf verschiedene Weise erklärend, glaubten nun die meisten Autoren in denselben etwas ganz Besonderes, nur den larvalen Entwicklungsstadien eigene Gebilde erblicken zu müssen, die mit den Muskelelementen der erwachsenen Formen nichts gemein haben könnten.

Es ist nicht zu verkennen, dass beim Zustandekommen einer solchen Anschauung die Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig (1881) in hohem Maße bestimmend gewesen ist. Bekanntlich wurden da die Ringelwürmer für echte Enterocölier von fast ausschließlich epithelialem Körperbau erklärt. Bei ihnen sollte sich das Mesenchym als phylogenetisch älteres Gebilde nur noch bei den Larven erhalten haben, wo es durch provisorische, contractile und bindegewebige Elemente vertreten sei. Auf Grund derartiger theoretischer Betrachtungen entstand der Begriff von jenen larvalen Gebilden als von etwas Einheitlichem, von einem besonderen Embryonalgewebe, das dann von Hatschek (1885 B) als primäres Mesoderm bezeichnet wurde. Hierher zog man die verschiedensten Gewebe und Organe der Annelidenlarven, die wohl vom mittleren Keimblatt, nicht aber unmittelbar von den Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen sollten. Die letzteren und ihre Derivate, die als specifisches Eigenthum der definitiven Organisation der Ringelwürmer betrachtet wurden, erhielten von Hatschek den Namen des secundären Mesoderms. Nun erwiesen sich als Hauptcomponenten jenes primären Mesoderms die Trochophoramuskeln, die nur während des Larvenlebens eine provisorische Bedeutung haben und nachher verschwinden. Und daher wurde dann der aus ihrer Betrachtung gewonnene Begriff als von vergänglichen Gebilden in ganz unberechtigter Weise ohne Weiteres auch auf alle übrigen Muskeln und mesodermalen Gewebe übertragen, die in der Trochophora, ähnlich den wirklich provisorischen Larvenmuskeln, nicht aus den intacten Mesodermstreifen oder aus den Somiten und dem Cölomepithel entstehen.

Auch Kleinenberg (1886) war der Ansicht, dass die meisten, wenn nicht alle Muskelelemente der Trochophora, die nicht von den Mesodermstreifen herstammen, vergänglicher Natur seien, doch bildeten theoretische Betrachtungen ganz anderer Art den Ausgangspunkt, der ihn zu dieser Anschauung führte. Indem Kleinenberg

die Annelidenlarve als ein medusenartiges Geschöpf auffasste, erhielt der ganze, segmentirte Rumpf des Ringelwurmes für ihn die Bedeutung einer Neubildung. Hier mussten denn alle Organe gleichfalls als etwas Neues, Secundäres erscheinen, und folglich auch die definitive Körpermuskulatur. Die letztere sollte nach dem Princip der Substitution die primäre Muskulatur der Larve, die als Erbtheil von den medusenähnlichen Vorfahren der Anneliden zugleich mit den übrigen Larvencharakteren zu Grunde gehe, ersetzen. Es ist also durchaus verständlich, dass KLEINENBERG die ganze, bleibende Muskulatur des Annelidenkörpers aus einer von den Bildungsherden der Larvenmuskeln verschiedenen Anlage, nämlich den Mesodermstreifen oder »Muskelplatten«, wie er sie nannte, herleiten wollte. Auch hatte er um so weniger Ursache, noch nach irgend welchen anderen Ursprungsquellen derselben zu suchen, als ja alle Angaben seiner Vorgänger mit der von ihm vertretenen Ansicht über das Entstehen der definitiven Muskulatur in vollem Einklange standen.

Wie wir sahen, erscheint die Sache nach meinen oben ausführlich dargestellten Beobachtungen in einem ganz anderen Lichte. Bei allen drei beschriebenen Arten, so wie bei einigen anderen Phyllodociden und bei *Phyllochaetopterus*, die ich selbst untersucht habe, ferner bei *Echiurus* nach der Darstellung von HATSCHEK, sind in den Larven außer den offenbar provisorischen Muskeln noch eine große Menge von Muskelelementen vorhanden, die ebenfalls genetisch von den Mesodermstreifen vollkommen unabhängig sind. Ihre Anzahl ist eine so bedeutende, dass dieser Umstand an und für sich schon genügte, um uns die Frage aufzunöthigen, ob denn auch wirklich so viele Elemente nur dazu entstanden sein könnten, um nach Ablauf der kurzen Larvenperiode wieder spurlos zu verschwinden. Vorausgesetzt, das wäre dennoch der Fall, dann könnte aber doch ein so massenhaftes Zugrundegehen von provisorischen Geweben nicht ohne die deutlichsten Anzeichen einer stattfindenden Degeneration sich abspielen, wo hingegen in Wirklichkeit nichts Derartiges zu bemerken ist. In Rückbildung begriffene Muskeln habe ich wohl beobachtet; allein das waren immer bloß die typischen, vergänglichen Trochophoramuskeln, die bloß die Larve brauchte. Ganz abgesehen von dieser allgemeinen Betrachtung konnte ich aber direct constatiren, dass von den in Rede stehenden Muskeln lange nicht alle, wie gewöhnlich behauptet wird, sondern im Gegentheil nur diejenigen zu Grunde gehen, die bei der Metamorphose ihre Bedeutung verlieren.

Es ist das bloß ein geringer Theil der bei jenen Larven unabhängig von den Mesodermstreifen entstehenden Muskeln, während die meisten von ihnen für die endgültige Organisation der ausgebildeten Wurmform erhalten bleiben und da sogar den größten Theil aller überhaupt vorhandenen Muskeln ausmachen. Meinen Beobachtungen nach entsteht aus dem Mesodermstreifen nur die bleibende, secundäre Längsmuskulatur des Körpers, und dieser stelle ich alle übrigen Muskeln der Anneliden, die definitiven sowohl als auch die provisorischen, als primäre Muskulatur gegenüber.

Diese Ansicht widerspricht nun den meisten Angaben meiner Vorgänger, doch scheint es mir, dass hierbei folgender Umstand zu berücksichtigen ist. Für die meisten Forscher, die sich mit der Entwicklung der Anneliden beschäftigt haben, existirte überhaupt nicht die Frage, ob wirklich die ganze Muskulatur des ausgebildeten Wurmkörpers ausschließlich von den Mesodermstreifen herstamme. Alle nicht provisorischen, primären Muskeln sind aber im Moment ihrer Bildung so wenig geeignet, die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich zu lenken, dass ihr Entstehen außerhalb der Mesodermstreifen unerkannt bleiben musste, wenn kein Grund vorlag, einen besonderen Ursprung dieser Theile der Muskulatur zu erwarten.

Ein solcher Grund war aber für mich vorhanden. Er resultirte aus der Auffassung der phylogenetischen Beziehungen der Anneliden zu den sog. Parenchymwürmern, wie ich sie in meinem Aufsatze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) dargestellt habe. Dass ich zu dieser Auffassung gelangte, habe ich nicht in geringem Maße dem freundschaftlichen Verkehr mit meinem früheren Collegen, Prof. Arnold Lang, zu verdanken, der während meines Aufenthaltes in Neapel gerade an seiner Polycladenmonographie arbeitete. So war denn das Bild von der Morphologie der Turbellarien, das auf diesem Wege in meiner Vorstellung zu Stande kam, ein überaus lebhaftes und volles.

Nachdem ich die Möglichkeit einer Ableitung der Anneliden von den Turbellarien erkannt hatte, ließen sich auch im ausgebildeten Körper der ersteren Muskeln feststellen, die wenigstens topographisch einem Theile der Muskulatur der letzteren entsprachen. In Folge dessen war es natürlich, dass ich in der Entwicklungsgeschichte der Anneliden nach Beweisen für eine Homologie dieser Gebilde suchte. Und meine theoretisch entstandenen Erwartungen

bestätigten sich thatsächlich. Ich sage dieses auf die Gefahr eines Vorwurfs der Voreingenommenheit hin; doch mögen die zahlreichen, von mir beschriebenen, histogenetischen Thatsachen bezüglich der Bildungsweise derjenigen Annelidenmuskeln, die ich als primäre bezeichnet habe, für mich sprechen. Trotz alledem muss ich zugeben, dass es eben eines so günstigen Untersuchungsobjectes, wie der *Lopadorhynchus*-Larve, bedurfte, um die Zweifel an der Richtigkeit meiner Beobachtungen, die gewiss mehr als einmal im Verlaufe der Untersuchung in mir aufstiegen, endgültig zu beseitigen.

Die an *Lopadorhynchus* gewonnene Überzeugung, dass mit Ausnahme der definitiven Längsmuskulatur alle übrigen Muskeln sich nicht aus Elementen der Mesodermstreifen entwickeln, gestattete mir nun auch eine sicherere Beurtheilung meiner Beobachtungen an den Larven von *Polygordius* und *Psygmobranchus*, die ja ebenfalls zu Gunsten eines selbständigen Ursprungs der ganzen Primärmuskulatur sprachen. Endlich habe ich noch verschiedene Entwicklungsstadien der Larven von Phyllodociden, Aphroditiden, Euniciden und Chätopteriden untersucht, und das Resultat war dasselbe[1].

---

[1] Eine genaue Bestimmung der Arten, zu welchen die von mir untersuchten Larven aus den genannten Polychätenfamilien gehörten, erwies sich nicht nur als eine überaus schwierige, sondern ganz unmögliche Aufgabe, da mir zu wenig Exemplare zu Gebote standen, um sie bis zur Verwandlung in die definitive Form auferziehen zu können. Die betreffende Chätopteridenlarve ist bei Claparède & Mecznikoff (1869) beschrieben und abgebildet — sie erwies sich als *Phyllochaetopterus*. Aus der Familie der Phyllodociden hatte ich jene eigenthümliche, dunkelgrüne Larvenform, bei welcher der bereits aus vielen Segmenten bestehende, wurmförmige Rumpfabschnitt, zum Knäuel zusammengerollt, in einer Hautduplicatur der unteren Hemisphäre verborgen liegt. Die Larve hat daher, wenn sie ruhig schwimmt, das Aussehen einer noch unsegmentirten Trochophora; wirft man sie aber in die Conservirungsflüssigkeit, so wird der Rumpf seiner ganzen Länge nach plötzlich vorgeschnellt, und das junge Thier erinnert dann ungefähr an die späten Entwicklungsstadien von *Polygordius*. Auch Kleinenberg erwähnt diese Form (1886 pag. 194). Die andere Phyllodocidenlarve, die ich untersucht habe, ist ihrer Größe und Gestalt nach der Trochophora von *Lopadorhynchus* ähnlich, unterscheidet sich aber von ihr unter Anderem durch ein grünes Pigment, das übrigens bedeutend heller ist als bei der vorhererwähnten Art. Aus diesen Larven wurden von Herrn H. Kluge, der in unserem Laboratorium arbeitet, vorzügliche Schnittserien angefertigt, die mir zur Verfügung standen. Es scheint das eine von denjenigen Phyllodocidenlarven zu sein, welche Kleinenberg untersucht hat. Aus der Familie der Aphroditiden habe ich eine *Polynoë*-Larve untersucht, allem Anscheine nach dieselbe, deren Metamorphose Häcker (1895) studirt hat, und meine Eunicidenlarven scheinen derjenigen Form zu entsprechen, die der eben genannte Autor in seiner Übersicht der Polychätenlarven des Neapler Auftriebs 1896) beschrieben

Zur Kategorie der primären Muskeln der Anneliden, die also nicht nur ontogenetisch, sondern, wie ich das im erwähnten Aufsatze (1890 A) ausgeführt habe, auch phylogenetisch einen Gegensatz zur secundären Längsmuskulatur bilden, gehören alle Specialmuskeln sämmtlicher Anhänge des Rumpfes und Kopfes, die Mesenterien- und Dissepimentmuskeln, die subdermale Ring- und Diagonalmuskulatur, wo eine solche vorhanden ist, das ganze System der transversalen und vertikalen Körpermuskeln und die ganze Muskulatur des Darmes[1], so wie endlich die provisorischen Larvenmuskeln, die auch ein negatives Verhalten zu den Mesodermstreifen beurkunden. Welche Angaben aus der Litteratur sich für meine Auffassung verwerthen lassen, wird sich aus dem Weiteren von selbst ergeben.

Die primären Wanderzellen und Bindegewebe.

Zu den primären Mesodermgebilden werden außer den Larvenmuskeln häufig noch freie Wanderzellen und bindegewebige Elemente gerechnet, die von verschiedenen Forschern, welche die Larven und Embryonen von Ringelwürmern untersucht haben, erwähnt worden sind.

Solche primäre Amöbocyten, wie sie bei den Larven mancher Thiere, z. B. der Echinodermen, thatsächlich vorhanden sind, habe ich nun bei den von mir untersuchten Wurmformen nirgends vorgefunden. Doch habe ich keinen genügenden Grund, das eventuelle Vorkommen von freien, amöboiden Zellen in der primären Leibeshöhle der Annelidenlarven überhaupt in Abrede zu stellen, da das meinen theoretischen Anschauungen keineswegs widersprechen würde.

Was nun die primären Bindegewebe betrifft, so leiden die meisten diesbezüglichen Litteraturangaben an Unbestimmtheit. Mir scheint es, dass die Mehrzahl der bei Larven und Embryonen für

---

hat. Zur Familie der Euniciden gehörte wahrscheinlich noch eine sehr merkwürdige Larvenform, von der ich einige Entwicklungsstadien hatte. Die anfangs ganz runde Trochophora behält ihre sehr große Kopfblase außerordentlich lange; ich fand sie noch unverändert bei einem Exemplare vor, dessen langgestreckter Rumpfabschnitt bereits aus mindestens 15 vollkommen ausgebildeten Segmenten bestand. Diese Larve hat eine so außergewöhnliche Größe, wie sie mir bei keiner anderen Species bekannt ist. Sie zeichnet sich durch gegliederte Parapodialcirren, einen ziegelrothen Mitteldarm und, was besonders charakteristisch ist, durch den Besitz eines wohl entwickelten Nebendarmes aus. Wie es scheint, hat auch KLEINENBERG diese Larve beobachtet (1886 pag. 137, 222).

Bindegewebselemente gehaltenen Gebilde sich bei genauerer Untersuchung als verzweigte Muskelzellen herausstellen werden, die ja bei der Entwicklung der Ringelwürmer in reichlicher Menge vorkommen. Übrigens sind die Binde- und Stützgewebe der erwachsenen Anneliden im Allgemeinen auch noch sehr ungenügend erforscht.

Hierher gehört nun jedenfalls das sog. Knorpelgewebe im Kopfe und in den Kopfkiemen der Serpuliden, welches bei der Larve von *Psygmobranchus*, wie wir sahen, schon angelegt ist, bevor noch das erste Somitpaar sich nach vorn in die Kopfregion hinein ausgedehnt hat.

Zur bezeichneten Gruppe von Geweben werden wir ferner jene eigenthümliche »Mesodermmembran« zu rechnen haben, welche Salensky (1876) und Hatschek (1880) bei der Trochophora von *Echiurus* beobachteten, da sie schon vor der Differenzirung der Mesodermstreifen auftritt. Nach der Beschreibung Hatschek's bildet dieselbe »einen inneren Sack, der die Gestalt der äußeren Haut wiederholt«; von der letzteren hebt er sich ab und bleibt mit ihr nur »durch zahlreiche feine, verästelte Fäden« verbunden. In dem Maße, wie sich das parietale Cölothelblatt entwickelt, soll die primäre Membran immer fester an die Haut gedrückt werden und wird dadurch allem Anscheine nach, wenigstens am lebenden Objecte, der Beobachtung unzugänglich. Das ganze Gebilde entsteht aus verzweigten Zellen, die sich an der Innenfläche des Larvenectoderms in großer Anzahl ansammeln und da eine besondere Schicht herstellen. Hatschek meinte, diese Mesodermmembran sei »morphologisch nur von untergeordneter Bedeutung«. Darüber denke ich anders, indem ich vermuthe, dass das in Rede stehende Gebilde bei der Metamorphose durchaus nicht zu Grunde geht, sondern wahrscheinlich dem subdermalen Bindegewebe der ausgebildeten Form den Ursprung giebt.

Einer besonderen Mesodermhaut, welche die Bedeutung eines primären Darmperitoneums haben soll, erwähnte auch Kleinenberg (1886) bei *Lopadorhynchus* und anderen Phyllodociden, sowie bei den Larven von Alciopiden. Außerdem finden wir bei von Drasche (1885) die Angabe, dass bei der Phyllodocidentrochophora auf der Rückenseite zwischen Ecto- und Entoderm eine dünne Membran vorhanden sei, die aus spindelförmigen Zellen bestehe. Die Larven der Alciopiden habe ich allerdings nicht selbst untersucht, doch muss ich sagen, dass die langgestreckten, dunklen, homogenen

Kerne, wie sie Kleinenberg an den betreffenden Stellen in seinen Abbildungen gezeichnet hat, außerordentlich an die Kerne der primären Muskelzellen des Darmes erinnern; als solche haben sie sich denn auch bei *Lopadorhynchus* und den Phyllodociden meinen Beobachtungen nach herausgestellt. Dazu kann ich noch hinzufügen, dass diese Muskulatur des Mitteldarmes bei der Larve von *Phyllochaetopterus* eine besonders starke Ausbildung erlangt, so dass dort die abgeplatteten Plasmakörper der Muskelzellen sich mit ihren unregelmäßigen Ausläufern gegenseitig berühren und daher in ihrer Gesammtheit leicht den Eindruck von einer zusammenhängenden Haut hervorrufen können.

Bei den jungen Larven von *Bonellia* beschrieb noch Spengel (1879) eine die primäre Leibeshöhle ausfüllende, schwammige Gewebsmasse, die sich theilweise aus stark vacuolisirten, blasigen Elementen zusammensetzen soll. In ihren Maschen kämen freie, indifferente Zellen vor, die nachher zu Lymph- oder Blutkörperchen würden. Hier ist es nun nicht möglich, die morphologische Bedeutung dieser beiden Arten von Gebilden zu bestimmen, da deren Beziehungen zu den Mesodermstreifen, die Spengel überhaupt nicht gesehen hat, unbekannt sind.

Die Entwicklung der secundären Längsmuskulatur der Lumbriciden darstellend, die bei diesen Oligochäten bekanntlich sehr complicirte Structurverhältnisse aufweist, theilt uns Vejdovsky (1892) mit, dass sich zwischen den einzelnen »Muskelkästchen« ein besonderes System von stützenden Scheidewänden einschiebe. Diese Gebilde sollen aus dem die Längs- und Ringmuskelschicht von einander scheidenden Bindegewebe hervorgehen; allein, woher das letztere stammt, erfahren wir nicht. Der Lage nach zu urtheilen, welche dieses Gewebe einnimmt, ist die Vermuthung zulässig, dass wir es hier mit einem primären Mesenchymgebilde zu thun haben.

Aus den Arbeiten, welche die Histologie der Hirudineen behandeln, und vor Allem aus der umfangreichen Abhandlung von Bourne (1884) ist ersichtlich, dass bei dieser recenten, zu eigenartiger Ausbildung gelangten Annelidengruppe sehr verschiedene Formen von Bindegewebe vorkommen. Jedoch entstehen diese Gewebe, wie die neueren, embryologischen Beobachtungen von Bürger 1891, 1894) an *Nephelis*, *Aulastomum* und *Hirudo* gezeigt haben, aus Elementen der Mesodermstreifen, die in eine retroperitoneale Gallertmasse einwandern. Auf diese Weise kommt hier ein secundäres Mesenchym zu Stande, dessen Bedeutung weiter unten aus-

führlicher betrachtet werden soll. Zwar hatte seiner Zeit Leuckart (1863) behauptet, dass die Muskulatur der Larve von *Hirudo* innen von einer Schicht sternförmiger Bindegewebszellen bedeckt sei, die ihrem Aussehen nach an Nervenzellen erinnerten; doch haben sich dieselben später thatsächlich als solche erwiesen, wie aus den Untersuchungen Bergh's (1885 A, B) hervorgeht. Ob bei den Blutegeln primäres Bindegewebe überhaupt noch vorkommt, bleibt vor der Hand unentschieden.

Das Cölothel und seine Derivate.

Die Mesodermstreifen der Larven und Embryonen der Ringelwürmer stellen eine der charakteristischsten Erscheinungen in der Ontogenie dieser Thiergruppe vor. Nach ihrer Entdeckung durch Kowalevsky (1871) wurde das Vorhandensein dieser Gebilde von den meisten Forschern, die sich mit der Entwicklung der Anneliden beschäftigt haben, bestätigt. Sie bilden die paare Anlage des secundären, cölomatischen Mesoderms oder des Cölothels.

Die Segmentirung und allgemeine Differenzirung der Mesodermstreifen.

Über die spätere Entwicklung der Mesodermstreifen und die Differenzirung ihrer Theile bei den Anneliden stimmen die Angaben der meisten Autoren im Großen und Ganzen überein und bestätigen in den Hauptpunkten die Beobachtungen von Kowalevsky.

Die in die Länge auswachsenden Mesodermstreifen gliedern sich zunächst in paare, metamere Somite, die sich durch Delamination in hohle Säcke verwandeln. Die Gesammtheit der distalen Wände dieser Säcke bildet die Somatopleura oder das parietale Mesodermblatt, während die proximalen Wände die Splanchnopleura oder das viscerale Mesodermblatt liefern. Die hinteren und vorderen Wandungen der in der Längsrichtung an einander stoßenden Säcke stellen die Septen oder Dissepimente her, wodurch die secundäre Leibeshöhle in segmentale Abschnitte eingetheilt erscheint. Die paaren Säcke umwachsen auf beiden Seiten allmählich den Darmcanal und dadurch entsteht dort, wo die rechten und linken, hohlen Somite in der Sagittalebene des Körpers zusammentreffen, d. h. also unter und über dem Darme, aus deren medialen Wänden das ventrale und dorsale Mesenterium, welche die Segmenthöhlen in sym-

metrische Hälften theilen. Als Derivate der mesoepithelialen Wandungen der Cölomsäcke werden im Allgemeinen betrachtet: die ganze Muskulatur des ausgebildeten Ringelwurmes, das ganze Gefäßsystem und das gesammte Peritoneum mit seinen localen Umbildungen in verschiedene Phagocytärorgane und die Geschlechtsdrüsen, die lymphoiden Zellen oder Phagocyten des Cöloms und ihre diversen Varianten, sowie endlich die Segmentalorgane oder Metanephridien, wenn auch nicht immer in allen ihren Theilen, so doch wenigstens deren innerste Abschnitte, nämlich die Wimpertrichter.

Abgesehen von gewissen Abweichungen in Specialfragen haben das allgemeine Schicksal der Mesodermstreifen in dieser Weise dargestellt: bei Polychäten Hatschek (1878, *Polygordius*), Salensky (1882 A, *Psygmobranchus*; 1882 B, *Nereis*; 1883, *Pileolaria, Aricia, Terebella*; 1887 B), v. Drasche (1884, *Pomatoceros*; 1885, *Phyllodoce*), Fraipont (1887, *Polygordius*), v. Wistinghausen (1891, *Nereis*) und Häcker (1895, *Polynoë*); bei chätiferen Gephyreen Hatschek (1880, *Echiurus*); bei *Myzostomum* Beard (1884); bei Oligochäten Kowalevsky (1871, *Enaxes, Lumbricus*), Hatschek (1878, *Criodrilus*), Kleinenberg (1878, *Lumbricus*), Buczinski (1881, *Lumbricus*), Salensky (1887 A, *Branchiobdella*), Bergh (1888, *Criodrilus*; 1890 C, *Lumbricus*), Vejdovsky (1888—92, *Rhynchelmis*, Lumbriciden), Wilson (1889, *Lumbricus*) und Bourne (1894, *Mahbenus, Moniligaster*); bei Hirudineen Metschnikoff (1871, *Clepsine*), Whitman (1878, 1887, *Clepsine*), Bergh (1885 A, B, 1891, *Nephelis, Aulastomum, Clepsine*), Nussbaum (1886, *Clepsine*), Apáthy (1891) und Bürger (1891, *Nephelis*; 1894, *Aulastomum, Hirudo*).

Von den aufgezählten Forschern haben v. Drasche in seiner ersten Arbeit über *Pomatoceros*, v. Wistinghausen bei *Nereis* und Beard bei *Myzostomum* die Entwicklung der Mesodermstreifen bloß bis zur Somitbildung verfolgt. Die Angaben und Abbildungen v. Drasche's bezüglich *Phyllodoce* aber sind zu oberflächlich, um mehr aus ihnen ersehen zu können, als dass das Mesoderm delaminirt, und dass im Parietalblatt Muskeln entstehen. Eben so lässt sich aus den Abbildungen Beard's nicht erkennen, ob bei *Myzostomum* wirklich gesonderte Somite vorhanden sind, da er in die Mesodermstreifen nur metamer angeordnete Kerngruppen eingezeichnet hat. Bergh und Apáthy behandeln die spätere Differenzirung des secundären Mesoderms und theilen uns mit, was für definitive Gewebe und Organe daraus hervorgehen, ohne jedoch die Bildungsweise derselben ausführlich zu beschreiben; dafür erhalten

wir aber von Beiden interessante Mittheilungen über den Ursprung gewisser Theile der Muskulatur.

Die Metamerenbildung innerhalb der Mesodermstreifen wird von einigen Autoren etwas anders aufgefasst, als ich es eben dargestellt habe. Dieser abweichenden Ansicht nach sollen die paaren Segmenthöhlen als in gleichen Intervallen auf einander folgende Spalträume in den intacten Mesodermstreifen auftreten, wobei die dazwischen gelegenen Gewebspartien zu den Dissepimenten würden, in welchen demnach die Differenzirung der beiden Epithellamellen und der zwischen ihnen eingeschlossenen Septenmuskeln sich erst später vollziehe.

Die Chätopoden betreffend haben sich in dieser Weise Fraipont, Wilson, Bourne und zum Theil auch Salensky ausgesprochen.

Die Behauptung Fraipont's (1887), dass bei *Polygordius neapolitanus* keine gesonderten Mesodermsomite gebildet würden, und dass die innere Segmentirung hier erst relativ spät in Erscheinung trete, beruht auf ungenauer Beobachtung, wie ich oben gezeigt habe. Dasselbe muss ich auch über seine Darstellung der Dissepimentbildung sagen.

Die bezüglichen Beobachtungen von Wilson (1889) und Bourne (1894) an Lumbriciden werden durch die überwältigende Mehrzahl der Angaben anderer Forscher widerlegt, welche die Entwicklung der Oligochäten untersucht haben und alle darin einig sind, dass gerade in dieser Wurmgruppe die typische Gliederung der Mesodermstreifen in gesonderte Somite und der nachfolgende Delaminationsprocess in den letzteren am allerdeutlichsten wahrnehmbar sind.

Seine Untersuchungen über die Differenzirung der Mesodermstreifen bei den Anneliden zusammenfassend, kommt Salensky (1887 B) zum Schluss, dass dieselben mit den Beobachtungen von Kowalevsky und Hatschek übereinstimmen und von ihnen nur in gewissen Einzelheiten abweichen. Diese abweichenden Einzelheiten erweisen sich jedoch als recht bedeutende Widersprüche. So fand Salensky, dass das Mesoderm in den meisten Fällen innerhalb der einzelnen Rumpfsegmente auf beiden Seiten des Körpers je in zwei Theile zerfalle, zwischen denen die vermeintlich ebenfalls mesodermalen Borstensackanlagen sich befänden, nämlich in die seitlich unteren Abschnitte, die er »plaques musculaires« nannte, und die seitlich oberen Abschnitte, die er als »plaques latérales« bezeichnete. Dabei soll nur in den letzteren eine Spaltung des Meso-

derms in eine Somatopleura und Splanchnopleura stattfinden. Eine derartige Untereintheilung des Mesoderms ist nun in Wirklichkeit bei *Psygmobranchus* nicht vorhanden, da auch in den oberen Abschnitten secundäre Längsmuskeln gebildet werden, und sich ferner die Delamination nicht allein hier vollzieht, sondern jedes Mal die ganzen Somite betrifft. Die secundäre Leibeshöhle aber kommt gewöhnlich umgekehrt gerade in den seitlich unteren Theilen eines jeden Segmentes zuerst zum Vorschein. Dasselbe wird wahrscheinlich auch bei den übrigen Arten der Fall sein, welche Salensky untersucht hat; außerdem aber noch Folgendes. Salensky beschreibt bei *Psygmobranchus* und *Aricia* das Auftreten gegen einander abgegrenzter Somite vor dem Erscheinen der Cölomhöhlen, und eben so scheint sich die Sache auch bei *Pileolaria* zu verhalten, so weit aus den Abbildungen zu schließen ist. Bei *Nereis*, *Terebella* und *Branchiobdella* dagegen lässt er die Segmenthöhlen in den intacten, noch nicht gegliederten Mesodermstreifen entstehen. Andererseits widerspricht er dem wieder selbst durch die Äußerung, dass sich bei *Branchiobdella* die Dissepimente wahrscheinlich eben so wie bei *Euaxes* nach Kowalevsky entwickeln, nämlich durch »conjonction des parois postérieure et antérieure de deux segments contigües«. Ein solcher Bildungsmodus der Dissepimente ist jedoch nur in dem Falle möglich, wenn der Cölombildung eine Gliederung der Mesodermstreifen in gesonderte, metamere Folgestücke vorausgeht, wie denn übrigens Salensky auch selbst diesen Vorgang in seiner vorläufigen Mittheilung (1882 C) geschildert hatte. Zu alledem muss noch bemerkt werden, dass die von Salensky gelieferten Abbildungen zur Entwicklung der Anneliden überhaupt nur wenig beweisend erscheinen, da sie im Allgemeinen den Eindruck machen, als wenn sich die betreffenden Präparate weder durch genaue Schnittrichtung, noch durch besondere Klarheit des histologischen Bildes ausgezeichnet hätten.

Bei Hirudineen ist die typische Bildung der Somite und das Auftreten von Delaminationshöhlen in ihnen zuerst von Metschnikoff (1871, *Clepsine*) beschrieben worden. Aus allen nachher erschienenen Arbeiten über die Entwicklung der Blutegel erfahren wir bloß ganz allgemein, dass sich die Mesodermstreifen segmentiren, und dass auf den Grenzen der Segmente die Dissepimente entstehen. Nur Nusbaum 1886) hat diese Frage wieder unmittelbar berührt. Bei *Clepsine* stellt er Alles so dar, wie es sich nach Salensky »bei den übrigen Würmern und bei *Branchiobdella*« abspiele — solide Meso-

dermsomite, in denen die Cölomhöhlen erscheinen, und Dissepimente, die aus den vorderen und hinteren Wänden der Segmenthöhlen gebildet würden. Nusbaum hat sich jedoch überhaupt als wenig Zutrauen erweckender Gewährsmann erwiesen, so dass auch in diesem Falle seine Angaben leider nicht ohne Weiteres als wirkliche Thatsachen betrachtet werden können. Das ist um so mehr zu bedauern, als wir in den beiden neueren Arbeiten von Bürger (1891, 1894) keine directe Antwort auf die betreffende Frage finden. Bezüglich *Nephelis*, *Aulastomum* und *Hirudo* ist hier nur angegeben, dass sich in den einzelnen Segmenten die sog. Seitenhöhlen bilden, zwischen denen von Anfang an dünne Scheidewände vorhanden seien, und dass die letzteren später durch Entwicklung eines besonderen, gallertigen Mesenchyms viel dicker würden. Aus einer Abbildung jedoch, die einen Längsschnitt eines jüngeren Entwicklungsstadiums von *Nephelis* darstellt (1891, Fig. 19), geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass sich die Dissepimente in typischer Weise aus den an einander stoßenden Wänden hohler, schon vorher gesonderter Somitpaare zusammensetzen müssen, während man auf einer zweiten Abbildung (Fig. 39) deutlich erkennen kann, dass sich das erwähnte Bindegewebe zwischen diesen beiden Epithellamellen ansammelt.

Ganz anders sind die sich im Mesoderm abspielenden Vorgänge, welche zur Bildung der definitiven Leibeshöhle führen, von Giard (1876), Spengel (1879), Kleinenberg (1886), Roule (1889) und Wilson (1892) dargestellt worden.

Die Beobachtungen Giard's (1876) an den Larven von *Salmacina*, einer Serpulide, sind sehr lückenhaft und zugleich recht unverständlich geschildert. Er beschreibt das Mesoderm als eine aus sternförmigen und runden Elementen zusammengesetzte Membran, welche die Entodermmasse von allen Seiten umgebe. Dadurch, dass sich dieselbe vom Darme abhebe, entstehe der erste Blutraum. Die Dissepimente erklärt Giard für transversale Faserzüge, die vom Ectoderm her gegen die Mesodermhaut vorwachsen sollen. Die letztere ist nun gewiss nichts Anderes als die Splanchnopleura, die Somatopleura aber hatte Giard augenscheinlich ganz übersehen.

Wie bereits oben erwähnt, giebt Spengel (1879) an, bei der Larve von *Bonellia* überhaupt keine Mesodermstreifen aufgefunden zu haben. Und dennoch glaube ich, dass er dieselben wohl gesehen, aber in Folge einer ungeeigneten Behandlung des Objectes bloß nicht als solche erkannt haben dürfte. Spengel erwähnt nämlich

selbst das Vorhandensein eines Paares seitlicher Längswülste inmitten des Mesoderms, denen er nur desswegen nicht die Bedeutung von Mesodermstreifen, d. h. von Anlagen des gesammten Mesoderms, zuschreiben könne, weil sie ihm als secundäre Verdickungen jener dünnen Schicht von mesodermalen Elementen erschienen, die schon vorher das ganze Entoderm umgaben. Wenn wir nun die Angabe Spengel's mit dem vergleichen, was uns jetzt bei anderen Anneliden-larven und insbesondere bei *Echiurus* bekannt geworden ist, so scheint mir die folgende Deutung seiner Beobachtung zulässig. Die von Spengel beschriebene, dünne, das Entoderm umgebende Mesodermschicht dürfte meiner Ansicht nach eine continuirliche Lage primärer Muskelzellen sein, die sich schon früh um den Mitteldarm herum in reichlicher Anzahl angesammelt haben. Diese Schicht könnte aber außerdem noch, ähnlich wie bei *Echiurus*, subdermale Bindegewebselemente, sowie primäre Hautmuskelzellen enthalten, die einfach dadurch, dass bei der jungen *Bonellia*-Larve das Ecto- und Entoderm dicht an einander liegen, an die Darmmuskulatur fest angepresst werden. Mit diesen diversen Gebilden werden dann endlich noch die Mesodermstreifen, welche, von hinten nach vorn vorwachsend, sich zwischen dieselben einschoben, in den Präparaten Spengel's scheinbar zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen sein und sich so der Beobachtung entzogen haben. Zu einer solchen Vermuthung geben mir des Verfassers eigene Worte Veranlassung, dass die Grenze zwischen den Anlagen des Bauchmarks und des Mesoderms, die häufig selbst noch auf Schnitten von älteren Stadien undeutlich erscheine, jedenfalls bloß in Folge der Conservirung verwischt worden sei. Eine derartig künstliche Verbackung konnte natürlich bei den verschiedenen Mesodermgebilden noch viel leichter eingetreten sein, da dieselben im engen Raum der primären Leibeshöhle dicht zusammengedrängt liegen. Bei jenen sehr jungen Entwicklungsstadien nun, wo sich nach Spengel's Meinung das ganze Mesoderm auf einmal in ein parietales und ein viscerales Blatt spalte, wird das wohl kaum der typische Delaminationsprocess des cölomatischen Mesoderms gewesen sein. Ich glaube vielmehr, dass Spengel hier zum ersten Male die Darmmuskulatur und die primären Hautmuskeln nebst dem subdermalen Bindegewebe als gesonderte Schichten zu sehen bekommen hat. Die wirkliche Delamination der Mesodermstreifen aber scheint mir erst in einem viel späteren Stadium stattzufinden, das demjenigen unmittelbar vorangehen dürfte, von welchem Spengel aussagt, dass sich in der

Außenschicht der seitlichen Wülste Ring- und Längsmuskeln differenziren, während in deren inneren Theilen ein schwammig netzförmiges Gewebe erscheine. Die Lücken im letzteren sollen dann nachher zur allgemeinen Leibeshöhle zusammenfließen. Ob dem nun wirklich so ist, oder ob vielleicht auch bei *Bonellia*, wie bei *Echiurus*, anfangs paare, metamere Cölomhöhlen in gesonderten, segmentalen Somiten entstehen, werden erst zukünftige Untersuchungen entscheiden müssen.

Recht originell schildert Roule (1889) die ersten Differenzirungsvorgänge des Mesoderms in seiner umfangreichen Arbeit über die Entwicklung von *Enchytraeoides*. Hier soll die mesodermale Zellmasse, welche die Darmanlage von allen Seiten umgebe, ein Paar untere, seitliche Verdickungen aufweisen, die der Autor mit den Mesodermstreifen der übrigen Anneliden vergleicht. In dem sich auflockernden Mesodermgewebe sollen dann unregelmäßige Lücken erscheinen und sich allmählich zu einer einzigen, großen Cölomhöhle vereinigen, die sich durch die ersten 12—13 Segmente ununterbrochen fortsetze. In dieser Höhle zerstreuen sich nach Art eines Mesenchyms Mesodermelemente, von denen sich ein Theil zwischen Splanchnopleura und Somatopleura ausspanne und so die vorderen Septen herstelle. Wenn nun der junge Wurm in die Länge wachse, so erscheinen im Mesoderm aller folgenden, neu hinzukommenden Segmente paare, metamere Hohlräume, wobei die intact bleibenden, intersegmentalen Gewebstheile zu Dissepimenten würden. Ich bin gern bereit zu glauben, dass Roule Alles wirklich so gesehen hat, wie er es im Texte und in seinen Abbildungen darstellt. Gerade diese Abbildungen aber zeigen auf das Deutlichste, dass Roule's Präparate von jüngeren Stadien einfach ganz unbrauchbar waren. Denn wie Roule uns mittheilt, sind bei den jungen Embryonen von *Enchytraeoides* alle Elemente mit feinen Dotterkörnchen überfüllt, und diese verursachen bekanntlich, wenn das Object bloß in Paraffin eingebettet wird, sehr leicht ein arges Bröckeln und Reißen beim Schneiden. Auf den Abbildungen Roule's sehen wir denn auch ganz deutlich, dass die Mesodermelemente an verschiedenen Stellen gewaltsam herausgerissen und aus ihrer Lage verschoben sein müssen. Daher jene unregelmäßigen Lücken und das scheinbare Fehlen der Dissepimente in jüngeren Stadien. Später dagegen, mit dem allmählichen Schwinden der Dotterkörnchen in den Geweben, gelang das Herstellen von Schnitten besser, und dann erschien dem Verfasser der

Enchytraeoides-Arbeit die Bildung der Segmenthöhlen und Dissepimente in einem ganz anderen Lichte, aber offenbar auch nur annähernd so, wie es in Wirklichkeit der Fall sein mag. Mit einem Worte, Roule ist seinem Objecte nicht gewachsen gewesen. Da wäre es nun viel richtiger gewesen, die Untersuchung der jüngeren Stadien einfach aufzugeben, wenn ihm zur Überwindung der technischen Schwierigkeiten die genügende Vorschule fehlte; Roule aber hat hierin eine ganz unglaubliche Unfähigkeit an den Tag gelegt, an seinen Präparaten zu unterscheiden, was in denselben normal war, und was als gewaltsame Verstümmelung betrachtet werden musste. Sich darin zurechtzufinden, dazu hätte Roule eine ernstere Beachtung der einschlägigen Litteratur von Nutzen sein können; *Enchytraeoides* gehört zu den Oligochäten, von denen doch schon diverse Vertreter entwicklungsgeschichtlich recht ausführlich untersucht waren. Allein von etwa vorhandenen Litteraturangaben scheint Roule überhaupt nicht viel zu halten, sonst würde er es wohl kaum gewagt haben, sich fast ausschließlich auf seine unzulänglichen Beobachtungen an *Enchytraeoides* zu stützen und mit so umfassenden, theoretischen Schlüssen vorzutreten, wie er sie in der bezeichneten Abhandlung (1889), in seinen »Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires« (1891) und in seinem schwerwiegenden Lehrbuche der Embryologie (1894) uns vorträgt. Ein derartiges Verhalten zur Sache ist im letzteren Falle, d. h. in einem Lehrbuche, bestimmt »à la préoccupation de ceux qui veulent savoir le comment des choses: étudiants et curieux de la nature«, denen der Verfasser verspricht, den »état présent des choses acquises« wiederzugeben, geradezu unverantwortlich. Roule aber ist einer anderen Meinung und glaubt offenbar, der »esprit philosophique de la biologie moderne« bestehe darin, dass man bekannte Thatsachen nach Belieben entstelle oder ganz ignorire. Dieses löbliche Princip findet denn auch thatsächlich in seinen Schriften eine nur allzuhäufige Anwendung.

Etwas sonderbar erscheint die Angabe Wilson's (1892) über den Ursprung der Splanchnopleura in seiner schönen Arbeit über die Entwicklung von *Nereis*, die sich in allen übrigen Punkten durch bemerkenswerthe Genauigkeit und Correctheit der Beobachtung auszeichnet. Wilson spricht nämlich dort die Vermuthung aus, dass das viscerale Mesodermblatt nicht von den Mesodermstreifen herrühre, sondern aus Zellen entstehe, die sich schon früh von den Urmesoblasten abgeschnürt und sich vor ihnen im Ectoderm placirt

hätten. Übrigens giebt Wilson selbst zu, dass er das noch auf Schnitten nachuntersuchen müsse. Mir scheint, dass Wilson hier durch das Vorhandensein des gleichen Pigments in jenen Ectodermzellen und an der Oberfläche des Hinterdarmes irregeführt worden sein wird.

Wir haben nun noch die besondere Auffassung Kleinenberg's (1886) zu besprechen. Bei allen von ihm untersuchten Arten fand er die typischen Mesodermstreifen und deren Gliederung in metamere, solide Somite; von da ab aber gehen seine Resultate von den Angaben der meisten Forscher, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Anneliden beschäftigt haben, weit aus einander. Seine Beobachtungen über die nächstfolgenden Differenzirungsvorgänge des secundären Mesoderms zusammenfassend, sagt nämlich Kleinenberg: »Bei *Lopadorhynchus*, den Phyllodociden und Alciopiden vollzieht sich die Spaltung der Muskelsegmente [d. h. der soliden Mesodermsomite] in ein parietales und ein viscerales Blatt nicht so regelmäßig und deutlich wie bei vielen anderen Anneliden. Bei den erstgenannten Formen lösen sich nicht zusammenhängende Schichten, sondern bloß einzelne Zellen oder kleine Gruppen ab. Das Resultat ist jedoch dasselbe — auch hier bildet sich, durch Ansammlung der einzeln abgelösten Zellen, ein Peritonealüberzug des Darmes.«

Hier liegt offenbar ein Beobachtungsfehler vor. Bei *Lopadorhynchus* wenigstens habe ich mich davon überzeugt und glaube, dass es mit den anderen Phyllodociden eben so stehen wird, die ja bezüglich ihrer Entwicklung in allen übrigen Punkten mit *Lopadorhynchus* eine große Übereinstimmung zeigen. Bei ihnen habe ich die Spaltung der Mesodermsomite allerdings nicht selbst untersuchen können, da mir die betreffenden Stadien fehlten. Auch halte ich es für unwahrscheinlich, dass die Alciopiden in dieser Beziehung eine Ausnahme von der allgemeinen Regel bilden möchten. Bei allen Annelidenlarven, wo ich den betreffenden Vorgang aus eigener Anschauung kenne, das sind nämlich *Psygmobranchus*, *Polygordius*, *Lopadorhynchus*, *Phyllochaetopterus*, *Polynoe*, *Polymnia* und zwei Vertreter aus der Familie der Euniciden, fand ich den typischen Zerfall der Mesodermstreifen in solide Somite und die Verwandlung der letzteren in Cölomsäcke auf dem üblichen Wege der Delamination. Überall erwies sich dabei das Visceralblatt eines jeden Somites vom ersten Moment seiner Bildung an als eine ununterbrochene Epithelplatte. Nicht ganz leicht war das bei *Lopadorhynchus* festzustellen; in allen übrigen Fällen aber trat die Continuität der Splanchnopleura

von vorn herein vollkommen klar, bei *Phyllochaetopterus* sogar mit auffallender Deutlichkeit hervor: hier sieht man auf Sagittalschnitten der Larve zwischen den Mesodermstreifen und der Darmwand ganz deutlich noch die primäre Leibeshöhle, in welche hinein die segmentalen Abschnitte der Splanchnopleura, auf den vertikalen Dissepimenten wie Bögen auf ihren Säulen ruhend, sich frei vorwölben, ohne das Entoderm zu berühren.

Von der Voraussetzung ausgehend, dass im nachwachsenden Schwanzende der Anneliden, bei der Knospung und bei der Regeneration des abgerissenen oder absichtlich amputirten Vorder- und Hinterendes sich, wenngleich vielleicht in modificirter Form, dieselben Processe wie in der normalen Embryonalentwicklung wiederholen müssen, haben verschiedene Forscher auch die Differenzirung der Mesodermgebilde unter den angeführten Umständen untersucht. Dabei hat sich aus den Beobachtungen von Semper (1876, terminales Wachsthum und Knospung bei Naideen), Emery (1886, Regeneration bei *Nephthys*, *Lumbriconereis*, *Asterope*), Michel (1896 A, B Regeneration bei *Lumbricus*, *Nephthys*, *Cirratulus* u. a.) und Häpke (1897, Regeneration bei *Nais*) herausgestellt, dass hier ebenfalls zunächst Mesodermstreifen oder Mesodermplatten gebildet werden, die sich dann in Somite gliedern. Eine typische Delamination in den letzteren haben Emery und Michel beschrieben, wogegen nach der Darstellung von Kleinenberg (1886, im nachwachsenden Schwanzende von *Lopadorhynchus* und der Alciopiden), sowie nach Häpke, auch in diesem Falle das viscerale Peritoneum sich aus einzelnen, gesonderten Mesodermzellen zusammenfügen soll.

Die Bildung der Dissepimente und Mesenterien.

Wie wir sahen, hängt mit der Auffassung der Segmentirung der Mesodermstreifen auch die Vorstellung davon eng zusammen, wie sich die Dissepimente der Anneliden bilden. Die vorherrschende Ansicht ist nun die, dass die intersegmentalen Septen aus den zusammenstoßenden hinteren und vorderen Epithelwänden zweier auf einander folgender, hohl gewordener Somite entstehen, die schon vorher vollkommen von einander getrennt waren. Dabei wurde allgemein angenommen, dass die Septenmuskeln, die bei den ausgebildeten Ringelwürmern zwischen die beiden Peritonealblätter der Dissepimente eingeschlossen sind, auch von den Mesodermstreifen herrühren. Dagegen habe ich mich bei allen im Vorhergehenden

angeführten Arten davon überzeugen können, dass die Muskelelemente der Septen der Kategorie der primären Muskeln angehören und schon vor dem Erscheinen der Cölomhöhlen da sind, sowie ferner, dass zwischen ihrem Auftreten und dem Zerfall der Mesodermstreifen in metamere Somite ein gewisser Zusammenhang bestehen muss.

In dieser Beziehung ist die Angabe Michel's (1896 A) von Interesse, welcher bei der Regeneration von *Lumbricus* gesehen hat, dass von gewissen Ectodermzellen, also offenbar local entstehenden, primären Myoblasten, vertikale Faserfortsätze ausgehen, die zwischen die einzelnen Mesodermsomite (»amas pleins«) und nachher zwischen die beiden Blätter der Dissepimente eindringen. Dabei legt sich der Autor die Frage vor, ob nicht in diesem Processe die Ursache der Metamerenbildung zu erblicken sei.

Die Entwicklung der Mesenterien beruht auf einem der Dissepimentbildung durchaus analogen Vorgange. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass die Bildung der Mesenterien lange nicht immer in so deutlicher Weise verläuft wie die der Dissepimente; das ist hauptsächlich dort der Fall, wo die Mesenterien schon in einem sehr frühen Stadium verschwinden und bloß die betreffenden, vom Peritoneum eingehüllten Muskeln als Aufhängebänder des Darmcanals zurücklassen. Es bleibt nämlich der Bildungsprocess, aus welchem typisch zweiblättrige, zwischen den beiden Peritoneallamellen primäre Muskelelemente, vielleicht auch Bindegewebe enthaltende Längssepten hervorgehen, häufig schon gleich bei seinem Beginn stehen und kommt dann bloß durch ein vorübergehendes Zusammenstoßen der medialen Wände der beiderseitigen Cölomsackreihen auf einer relativ jungen Entwicklungsstufe zum Ausdruck. Letzteres ist bei einigen Oligochäten, so bei *Rhynchelmis* und bei den Lumbriciden, beobachtet worden, wo in Folge der Rückbildung des noch nicht vollkommen entwickelten Bauchmesenteriums die Höhlen der rechten und linken Somite in jedem Segmente zusammenfließen, wie das schon Kowalewsky (1871) beschrieben hat. Nach Vejdovsky's Darstellung (1892) soll nun hier später beim Entstehen des Bauchgefäßes ein neues Mesenterium gebildet werden. In anderen Fällen werden zugleich mit dem Schwinden der medialen Cölomsackwandungen auch die Dissepimente unterhalb des Darmes durchbrochen, wodurch um das Bauchmark herum ein continuirlicher Längsgang entsteht, in welchen die lateralen, metameren Abschnitte der allgemeinen Leibeshöhle von beiden Seiten her einmünden.

Einen derartigen Bildungsvorgang haben Emery (1886) bei *Nephthys*, Salensky (1887) bei *Branchiobdella* und Nusbaum (1886) bei *Clepsine* beschrieben. Für die Kieferegel ist das jedoch erst durch Bürger (1891, 1894) festgestellt worden.

Die Entwicklung der secundären Muskulatur.

Die Bildung der definitiven Längsmuskulatur, der einzigen Muskeln des Annelidenkörpers, die sich meiner Beobachtung nach aus dem secundären Mesoderm entwickeln, geht von der Somatopleura aus. Diese ist in der Regel einschichtig, und da erweisen sich denn die Elemente der besagten Muskulatur bei ihrem ersten Erscheinen als echte Epithelmuskelzellen, welchen Charakter sie übrigens nicht selten, nämlich bei Würmern mit regressiv vereinfachtem Körperbaue, auch im ausgebildeten Zustande beibehalten. In dieser Form dürfte die secundäre Körpermuskulatur der Anneliden auch bei ihrem ersten phylogenetischen Auftreten erschienen sein. Dabei werden aber ihre Elemente anfangs wahrscheinlich eine metamere Anordnung gehabt haben, wie das vielfach auch in der Ontogenie recht deutlich hervortritt. Auf den letzteren Umstand hat zuerst Salensky in seinen Arbeiten hingewiesen.

Was nun die Faserbildung bei der secundären Muskulatur betrifft, so finden wir darüber in der Litteratur zwei diametral entgegengesetzte Ansichten vertreten. Die eine Erklärung dieses Vorganges rührt von Hatschek (1878) her; sie wurde dann später auch von Fraipont (1887) acceptirt. Beide Autoren behaupteten bezüglich *Polygordius*, der erstere übrigens auch noch für *Echiurus* (1880), dass sich an der Bildung einer jeden Längsmuskelfaser eine ganze Reihe linear angeordneter Myoblasten betheilige, und dass eine jede dieser Muskelbildungszellen in transversaler Richtung zu gleicher Zeit die entsprechenden Abschnitte mehrerer, neben einander gelegener Muskelfasern ausscheide. Wie ich oben speciell an *Polygordius* gezeigt habe, entspricht diese Auffassung nicht der Wirklichkeit.

Die zweite Auffassung besteht darin, dass der gegen die Körperwand gerichtete Basaltheil einer jeden Muskelzelle, die mit dem Innenabschnitt ihres Plasmakörpers zunächst noch die ursprüngliche, epitheliale Lage innerhalb der Somatopleura beibehält, sich in zwei entgegengesetzten Richtungen, nach vorn und nach hinten, zuspitzt, in die Länge auswächst und an seiner Außenfläche contractile

Primitivfibrillen producirt. Auf diese Weise habe ich bereits in meinen früheren Arbeiten (1888, 1890 A das Zustandekommen der definitiven Längsmuskulatur der Anneliden erklärt, und ganz dasselbe fand auch HÄCKER (1895). Diesen Bildungsmodus konnte ich bei allen von mir untersuchten Formen constatiren und glaube, dass er nicht nur für die Polychäten, sondern auch für die einfacher gebauten Oligochäten charakteristisch ist. Derselbe wird jedoch in den meisten Fällen dadurch complicirt, dass sich von den kernhaltigen, plasmatischen Innentheilen der Myoblasten, die ja vorläufig in epithelialem Zusammenhange bleiben, später eine aus platten Zellen bestehende Deckschicht abspaltet, welche sich in das allgemeine Peritoneum, das alle inneren Organe bekleidet, ununterbrochen fortsetzt.

Noch in anderer Weise erklärte VEJDOVSKY (1892) das Entstehen der Längsmuskelfasern bei *Rhynchelmis*. Seiner Darstellung nach sollen hier die sich spindelförmig in die Länge streckenden Basaltheile der einzelnen Myoblasten Muskelfibrillen ausscheiden, die dann mit ihren Enden zu einer langen Faser serial verwachsen. Diese Erklärung, so wie die Behauptung VEJDOVSKY's, dass bei der Faserbildung das Protoplasma und die Kerne der Muskelzellen bis zu völligem Schwunde aufgebraucht würden, halte ich einfach für verfehlt. Sagt doch der Autor selbst, dass an der Innenseite der Längsmuskulatur birnförmige Zellen übrig bleiben, welche den Elementen des Peritonealepithels entsprechen und durch dünne Plasmastränge mit den Muskelfasern in Verbindung stehen, wie das auch auf den betreffenden Abbildungen vollkommen deutlich zu sehen ist. Das sind ja aber eben die Plasmakörper der Myoblasten, während eine gesonderte Deckschicht an diesen Stellen offenbar gar nicht zur Ausbildung gelangt.

Bei anderen Oligochäten und bei Hirudineen wird das parietale Cölothelblatt noch vor der Bildung der secundären Längsmuskulatur theilweise mehrschichtig, wodurch sich das relativ frühzeitige Erscheinen einer deckenden Peritonealschicht erklären lässt. Nach ROULE (1889) erhalten die besagten Muskelelemente bei *Enchytraeoides* durch einfaches Längenwachsthum der einzelnen Zellen ihre definitive Gestalt, und dasselbe wird jedenfalls auch bei den Blutegeln der Fall sein. Bemerkenswerth ist dabei noch der Umstand, dass bei den Hirudineen die contractilen Primitivfibrillen in Form einer ringsum abgeschlossenen Mantelschicht an der ganzen Oberfläche der Myoblasten abgeschieden werden, so dass der unver-

änderte Plasmarest mit dem Kerne den Achsentheil der gestreckten Muskelzelle einnimmt.

Es sei hier noch die Angabe Apáthy's (1889) erwähnt, dass die bleibenden Längsmuskeln der Hirudineen außerhalb der eigentlichen Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen — eine Behauptung, die schon Bergh widerlegt hat.

Die Entwicklung der Längsmuskulatur der Lumbriciden hat Vejdovsky (1892) sehr ausführlich beschrieben. Aus seiner Darstellung, die viele interessante Einzelheiten enthält, will ich nur Folgendes hervorheben. Bekanntlich setzt sich bei den Regenwürmern die Längsmuskulatur aus sog. Muskelkästchen zusammen, die sich dadurch auszeichnen, dass jedes Mal eine centrale, viele Kerne enthaltende Plasmamasse nach außen und an den Seitenflächen von bandförmigen, auf die hohe Kante gestellten, contractilen Fasern umgeben, auf der Seite der Leibeshöhle aber vom gewöhnlichen Peritonealepithel bedeckt wird. Vejdovsky hat nun gezeigt, dass diese complicirten Gebilde durch Verschmelzung mehrerer, über einander gelagerter Längsreihen von Myoblasten entstehen, von denen immer nur die äußerste Reihe auch an ihrer distalen Oberfläche, alle übrigen aber bloß an den Seitenflächen Muskelfibrillen erzeugen[1].

Die freien Cölomzellen und die cölothelialen Phagocytärorgane.

Bekanntlich nehmen die frei in der Leibeshöhle flottirenden, zelligen Elemente der Anneliden ihren Ursprung vom Peritonealepithel. Diese Cölomzellen können, so weit es nicht Geschlechts-

[1] Dieser Bildungsmodus von Muskelelementen scheint mir für eine phylogenetische Erklärung der vielkernigen Vertebratenmuskelzellen als Paradigma von Bedeutung zu sein. Allerdings ist im letzteren Falle der vielkernige Zustand das Resultat einer ausschließlichen Vermehrung der Kerne, resp. einer nicht zu Ende geführten Zelltheilung. Vielleicht haben wir hierin aber bloß eine ontogenetische Abkürzung eines ursprünglich längeren Bildungsmodus zu erblicken, welcher darin bestanden haben mag, dass aus einer relativ geringen Menge von Myoblasten auf dem gewöhnlichen Wege der Zelltheilung zunächst eine größere Anzahl von Zellen entstand, die sich nachträglich wieder behufs gemeinsamer Fibrillenproduction in Längsreihen mit einander vereinigten. In der Embryonalentwicklung der Wirbelthiermuskeln kann man sich nun die Zwischenphasen dieses Vorgangs, nämlich die Theilung und Wiedervereinigung der Myoblasten, einfach als unterdrückt denken.

producte sind, im Gegensatze zu denjenigen Amöbocyten, die man bei Larven von verschiedenen Thieren in der primären Leibeshöhle aufgefunden hat, als secundäre Wanderzellen bezeichnet werden. Bei den Ringelwürmern kommen sie der Hauptsache nach in drei verschiedenen Varianten vor.

Die gewöhnlichste, allgemein verbreitete Form ist die der amöboid beweglichen, sog. lymphoiden Zellen oder Phagocyten, deren Functionen hinlänglich bekannt sind.

Die beiden anderen Varianten sind keiner activen Bewegungen fähig und werden bloß passiv durch die in Folge von Muskelcontractionen entstehenden Strömungen der Leibeshöhlenflüssigkeit im Körper hin und her geschwemmt. Von ihnen ist die eine Form, wenigstens bei Polychäten, auch sehr verbreitet. Es sind das runde oder ovale, häufig linsenförmig abgeflachte Zellen, die mit körnigen oder öltropfenartigen Einschlüssen überfüllt sind. Sie treten in der Leibeshöhlenflüssigkeit gleichzeitig mit dem Erscheinen der jungen Geschlechtsproducte in überaus reichlicher Menge auf und führen offenbar den letzteren die zu ihrer Reifung nothwendigen Nährstoffe zu, wesshalb man sie Nährzellen nennen kann. Diese Elemente verschwinden, wenn alle im Körper vorhandenen Eier oder Spermatozoen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben, indem sie sich vollkommen auflösen.

Die dritte Form der freien Cölomzellen ist weniger häufig und kommt in der Regel nur bei denjenigen Anneliden vor, die keine Blutgefäße besitzen. Hier übernehmen diese Elemente, die nicht selten in der Gestalt gefärbter, ein hämoglobinartiges Pigment enthaltender Scheiben auftreten, die Rolle der rothen Blutkörperchen höherer Thiere; sie mögen desswegen Cölomhämocyten heißen.

Als locale Modificationen des allgemeinen Peritonealepithels erscheint eine ganze Reihe verschiedenartiger Phagocytärorgane, die früher unter der Bezeichnung der lymphoiden Chloragogen- oder Peritonealdrüsen zusammengefasst wurden. Meiner Ansicht nach können diese Gebilde alle morphologisch als einstmalige Bildungsstätten von lymphoiden Zellen aufgefasst werden. Man hat sich das etwa so vorzustellen, dass die Elemente dieser Organe, die früher ebenfalls frei wurden, um im Cölom herumzuwandern, und während dieser phylogenetischen Periode phagocytäre Eigenschaften erworben haben können, sich jetzt von ihrem Mutterboden, dem Cölomepithel, einfach nicht mehr ablösen, sondern mit demselben permanent im Zusammenhang bleiben.

Die Bildung der freien Cölomzellen und der mit ihnen verwandten Phagocytärorgane der secundären Leibeshöhle kommt bei den meisten Anneliden erst in relativ späten Entwicklungsstadien zu Stande. Anders fand das bloß Roule (1889), welcher behauptete, dass beim Embryo von *Enchytraeoides* die lymphoiden Zellen bereits sehr früh auftreten. Er wird jedoch aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier im Irrthum sein, indem er wohl einfache Mesodermzellen, die gewaltsam aus ihrer Lage gezerrt worden waren, für Amöbocyten gehalten hat.

Bei den Hirudineen lösen sich nun thatsächlich schon ziemlich früh von den epithelialen Wänden der Cölomhöhlen Zellen in recht bedeutender Menge ab. Da das weitere Schicksal dieser Elemente noch bis vor Kurzem unaufgeklärt blieb, so hat man früher allgemein angenommen, dass aus denselben eine Art von muskulösem und bindegewebigem Parenchym hervorgehe, welches die ganze secundäre Leibeshöhle bis auf gewisse lacunäre Räume ausfülle. Eine derartige Ansicht vertritt auch noch Nusbaum (1887) in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Clepsine*. Bei dieser Species hat eigentlich erst Oka (1894) durch äußerst sorgfältige, anatomische Untersuchung den Nachweis geliefert, dass die vermeintlichen Lacunen von einem echten Peritonealepithel ausgekleidet sind und mehr oder weniger regelmäßige Theilräume eines vollkommen abgeschlossenen Cöloms vorstellen.

Zu demselben Resultate gelangte Bürger (1891, 1894) auf dem Wege directer embryologischer Beobachtungen an Gnathobdelliden (*Nephelis*, *Aulastomum*, *Hirudo*). Wie bei den übrigen Anneliden, so bleibt auch in diesem Falle das Cölomepithel constant erhalten, nur dass aus demselben nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin Zellen ausgeschieden werden. Die einen gerathen nach innen in das Cölom, wo sie sich theils in freie Wanderzellen verwandeln, theils zu wandständigen, fixen Phagocytärelementen werden, etwa in der Art, wie sie Kowalevsky (1897) bei *Clepsine* beschrieben hat. Die anderen treten in eine retroperitoneal abgeschiedene Gallertmasse aus; dort werden sie zu Bindegewebselementen oder liefern das sog. Botryoidalgewebe. Die massige Entfaltung eines solchen secundären Mesenchyms ist es, welche die diversen Verschiebungen des Peritonealepithels und die überaus reichliche, spätere Gliederung der secundären Leibeshöhle im Blutegelkörper verursacht.

Ein besonderes Interesse beansprucht das eben erwähnte

Botryoidalgewebe der Hirudineen, dessen Zellen sich häufig in Reihen zusammenfügen, von einem continuirlichen, intracellulären Canal durchsetzt werden und so die sog. Botryoidalgefäße herstellen. Bezüglich der letzteren existirt die Ansicht, dass durch dieselben die secundäre Leibeshöhle mit dem eigentlichen Blutgefäßsystem in offener Verbindung stehe. So wurde es nämlich von Bourne (1884) und nachher auch von Bürger (1891, 1894) behauptet. Mir scheint jedoch diese Communication der beiden, ihrem Ursprunge nach durchaus verschiedenen Systeme von Hohlräumen noch keineswegs überzeugend genug bewiesen. Wenigstens habe ich in den Arbeiten der genannten Autoren keine einzige Abbildung gefunden, wo die betreffenden Beziehungen vollkommen klar zur Anschauung gebracht wären. Betrachtet man nun die charakteristischen Concremente in den Zellen des Botryoidalgewebes, so drängt sich Einem unwillkürlich die Frage auf, ob wir es hier nicht mit Complexen von Amöbocyten zu thun haben, die zu gemeinsamer, excretorischer Thätigkeit zusammengetreten und auf diese Weise zu besonderen, retroperitonealen Phagocytärorganen geworden sind. Die äußersten, distalen Elemente der Zellreihen mögen dabei die Ausführung der Excretionsproducte aus dem Körper vermitteln, indem sie Plasmafortsätze zwischen die Epithelzellen der Haut bis an die äußere Oberfläche hindurchschieben etwa in der Art, wie das Bürger für jene embryonalen Wanderzellen beschrieben hat, die sich nachher in einzellige Integumentdrüsen verwandeln[1].

Retroperitoneale Phagocytärorgane sind übrigens auch von anderen Anneliden schon längst bekannt. Es sind das die mit Concretionen erfüllten, eigenartigen Gebilde, wie sie bei verschiedenen Polychäten im Innern des Rückengefäßes vorkommen — die sog. intravasculären Chloragogendrüsen Eisig's (1887), die Herzkörper anderer Autoren. Ihre Entwicklung ist jedoch noch nicht genügend aufgeklärt.

Die Entwicklung des Gefäßsystems.

Die Wände der Blutgefäße bestehen bei den typischen Anneliden in der Regel bloß aus dem Peritonealepithel; wenn sie dagegen pulsiren, wie z. B. das Rückengefäß, so sind sie außerdem noch mit

[1] Zusatz. Letztere Vermuthung hat sich als unrichtig herausgestellt, indem durch die neueren, sehr ausführlichen Untersuchungen Goodrich's (1899) der durchaus überzeugende Nachweis geliefert worden ist, dass durch die Botryoidal-

Muskelelementen ausgestattet, die der genannten Membran von innen anliegen. Das Vorhandensein einer besonderen Intima ist nicht mit Sicherheit festgestellt; mir scheint es, dass eine solche überhaupt fehlt. In vielen Fällen ist das Vorkommen eines geräumigen Darmsinus constatirt worden, den nicht selten ein dichtes Lacunennetz ersetzt. Hier sind nun die Bluträume einerseits vom Peritoneum, andererseits aber unmittelbar vom Epithel des Mitteldarmes begrenzt. Die in den Blutcanälen circulirende Flüssigkeit enthält gewöhnlich das in Lösung befindliche, rothe oder grüne Blutpigment und die Blutzellen, die sich von den Phagocyten des Cöloms durch ihre bedeutend geringeren Dimensionen und eine beschränkte, active Beweglichkeit unterscheiden. An gewissen Stellen unterliegen die peritonealen Gefäßwände localen Modificationen; als solche erscheinen häufig die cölothelialen Phagocytärorgane, sowie die Bildungsstätten der freien Cölomzellen und der Geschlechtsproducte.

Dass die Wandungen des Gefäßsystems bei den Ringelwürmern so oder anders aus Elementen der Mesodermstreifen gebildet werden, darin stimmen die Angaben aller Autoren vollkommen überein, doch ist der specielle Bildungsmodus der Blutgefäße von verschiedenen Forschern in verschiedener Weise dargestellt worden.

In denjenigen Fällen, wo bei der ausgebildeten Form ein Darmsinus vorkommt, erscheint dieser Theil des Gefäßsystems in der Ontogenese ganz zuerst und entsteht dadurch, dass sich in Folge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt. Diesen Vorgang sah Giard (1876) bei *Salmacina*, Spengel (1879) bei *Bonellia*, Salensky (1882 A, 1883) und ich bei *Psygmobranchus* und *Polymnia* (*Terebella*).

Eine ganz ähnliche Entwicklungsweise constatirte Salensky (1883) bei *Terebella*, Fraipont (1887) bei *Polygordius*, Roule (1889) bei *Enchytraeoides* und Wilson (1889) bei *Lumbricus* für das Bauch- und Rückengefäß, und eben so fand ich selbst die Bildung nicht nur der beiden genannten Längsstämme, sondern auch noch der intersegmentalen Ringgefäße bei *Polygordius*. Der ganze Unterschied besteht hier bloß darin, dass sich das Peritoneum nur an denjenigen Stellen von der Darmoberfläche abhebt, die dem zukünftigen Verlaufe der bezeichneten Gefäße entsprechen. Dazu kommt übrigens

gefäße thatsächlich eine offene Communication zwischen dem Blutgefäßsystem und der secundären Leibeshöhle hergestellt wird, was aber für die Auffassung der Botryoidalgefäßzellen als fixer Phagocytärelemente keineswegs hinderlich ist.

noch ein locales Auseinanderweichen der beiden Epithelblätter der Mesenterien resp. der Dissepimente[1], so dass die im Entstehen begriffenen Gefäße anfangs die Gestalt von Rinnen haben, die gegen den Mitteldarm offen sind und sich erst später durch Zusammenrücken ihrer Ränder in vollkommen abgeschlossene Röhren verwandeln.

Die Entwicklung des Gefäßsystems von *Terebella* beschreibend, behauptet nun Salensky, dass der zuerst auftretende Mitteldarmsinus den Ausgangspunkt für die Bildung der beiden medianen Längsstämme vorstelle. Außerdem theilt er uns mit, dass dem Erscheinen der rinnenförmigen Anlage dieser Gefäße eine entsprechende Zellanhäufung in der Splanchnopleura vorausgehe. Diese Angabe vermindert, wie wir gleich sehen werden, den scheinbar schroffen Gegensatz zwischen den beiden sich gegenüberstehenden Ansichten über die Gefäßbildung bei den Anneliden bedeutend.

Nach der Darstellung von Kowalevsky (1871), Hatschek (1880), Buczinski (1881) und Vejdovsky (1892) nämlich soll sich bei *Rhynchelmis*, *Lumbricus* und *Echiurus* das Bauchgefäß in Gestalt eines durchaus soliden Zellstranges anlegen, welcher sich aus Elementen des visceralen Mesodermblattes zusammensetzt und an das Entoderm unmittelbar angrenzt. Ähnlich hat auch Kleinenberg (1886) bei *Asterope* eine solide Anlage des Vas ventrale abgebildet (Fig. 68 *d*). Die weitere Differenzirung dieses Stranges wird nun in der Weise erklärt, dass die peripheren Elemente desselben die Gefäßwandung herstellen, während aus der axialen Zellmasse, die sich allmählich lockert oder auch theilweise auflöst, die Blutkörperchen und die Blutflüssigkeit hervorgehen sollen. Dasselbe behauptet auch Nusbaum (1886) in Bezug auf das Rücken- und Bauchgefäß von *Clepsine*, doch gelang es ihm nicht, die Herkunft des letzteren dieser beiden Längsstämme von der Somatopleura durch directe Beobachtung zu constatiren.

Die vorliegende Controverse scheint mir nun in Folgendem ihre Ursache zu haben. Im zweiten Falle entstehen die Gefäßwände und die Blutkörperchen gleichzeitig, in Folge dessen die ganze Anlage als ein solides Gebilde in Erscheinung tritt; im ersten Falle

[1] Etwas anders verläuft die Entwicklung des größeren, hinteren Abschnittes des Vas dorsale bei den Lumbriciden, welcher aus der Vereinigung zweier symmetrischer Längsstämme hervorgeht. Nach Wilson soll das Lumen der letzteren ganz eben so wie der Hohlraum des Darmsinus zwischen Splanchnopleura und Entodermepithel entstehen.

dagegen spielen sich diese beiden Processe nicht zu gleicher Zeit ab, sondern die Bildung der epithelialen Gefäßwände findet zuerst statt, und daher ist das Gefäßlumen schon von vorn herein ganz deutlich erkennbar.

Nicht endgültig aufgeklärt ist es bis jetzt, woher die contractilen Elemente der pulsirenden Gefäße und die Blutkörperchen ihren Ursprung nehmen. Am einfachsten wäre es natürlich, dieselben ohne Weiteres ebenfalls vom Peritonealepithel herzuleiten, wie das gewöhnlich auch geschehen ist. Doch sind Gründe vorhanden, die es wahrscheinlich machen, dass sich die Sache gar nicht so einfach verhält. So finden wir z. B. bei Wilson (1889) die Angabe, dass beim Embryo von *Lumbricus* im Bereiche der noch rinnenförmigen Anlage des Bauchgefäßes, gleichsam dieselbe überdachend, sich besondere Zellen an der Darmoberfläche ansammeln. Später sollen dieselben der inneren Gefäßwand den Ursprung geben. Vejdovsky (1892) weist zwar diese Darstellung als unrichtig zurück, zeichnet aber auf einem Querschnitte eines relativ jungen Embryos von *Rhynchelmis* (Taf. 21 Fig. 12) im Grunde genommen dasselbe. Wir sehen da dieselbe rinnenförmige Anlage, gebildet von den Visceralblättern der beiderseitigen, median zusammengerückten Cölomsäcke, und dieselbe Lage von Zellen, welche die Rinne gegen das Entoderm hin abschließt. Ich glaube nun, dass diese Zellen, indem sie größer werden und sich vermehren, allmählich die Rinne ganz ausfüllen, in Folge dessen die ganze Gefäßanlage etwas später als ein solides Gebilde erscheinen muss. Dass die inneren Elemente dieser Anlage wahrscheinlich einen besonderen Ursprung haben, dafür sprechen ebenfalls einige Abbildungen Vejdovsky's (Taf. 22 Fig. 6, 10; Taf. 23 Fig. 11, 16). Hier sieht man nämlich, dass die Zellen, welche Vejdovsky für die Anlage des Bauchgefäßes ausgiebt, wulstförmig in die darüberliegende Entodermmasse eingedrückt sind. Das kann nun meiner Ansicht nach nur dadurch zu Stande kommen, dass das Peritonealepithel unter ihnen als besondere, ununterbrochene Schicht hinwegzieht. Wenn dagegen die besagte Zellanhäufung bloß eine einfache Verdickung der Splanchnopleura wäre, so würde sie viel eher in die Leibeshöhle hinein, d. h. nach der Seite des offenbar geringeren Widerstandes hin vorwachsen, und das um so mehr, als eine solche Lage später das fertige Vas ventrale thatsächlich einnimmt. Was nun aber die eigentliche Herkunft der in Rede stehenden Zellen betrifft, so bleibt dieselbe vorläufig unbekannt: sie können vom Cölomepithel ausgewandert sein oder dem primären

Mesenchym angehören und im letzteren Falle entweder vom Ectoderm oder vom Entoderm herrühren.

Ganz anders entstehen die lateralen Gefäßstämme bei den Hirudineen. Nach Bürger (1891, 1894) erscheinen bei den Embryonen der Gnathobdelliden in den seitlichen Anhäufungen des retroperitonealen Mesenchyms, welches aus den Cölomhöhlen her immigrirte Zellen enthält, zunächst unregelmäßige, lacunäre Hohlräume. Indem sich dieselben unter einander und vielleicht auch mit den Überresten der primären Kopfhöhle vereinigen, bilden sie die bezeichneten, longitudinalen Blutbahnen. Dabei setzen sich die Wandungen der letzteren aus Elementen des Mesenchyms zusammen, und in ihrem Lumen treten größere, rundliche Zellen desselben Ursprungs auf, die sich offenbar in Blutkörperchen verwandeln. Der Verfasser fügt noch hinzu, dass die Blutgefäße also mit dem Cölom und dessen Wandungen jedenfalls nichts zu thun hätten. Das ist eigentlich nicht ganz correct, indem er doch selbst angiebt, dass die Mesenchymelemente aus dem jungen Peritoneum auswandern[1].

Die Keimdrüsen.

Die Bildungsstätten der Geschlechtsproducte gehören bei den Ringelwürmern genetisch den epithelialen Wandungen des Cöloms an und erscheinen in Folge dessen als directe Abkömmlinge der Mesodermstreifen oder des secundären Mesoderms. Die wenigen, diesem allgemeingültigen Satze widersprechenden Angaben, denen wir in der Litteratur begegnen, haben sich alle als unhaltbar erwiesen.

So hatte Giard (1876) behauptet, dass die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte bei *Salmacina* aus verschiedenen Ursprungsquellen entständen: die Spermamutterzellen aus dem Ectoderm, da sie sich von den der Ansicht Giard's nach ectodermalen Dissepimenten abtrennen, die Eier dagegen aus dem Entoderm, indem sie sich an den Gefäßen entwickeln, welche der Verfasser zusammen mit dem ganzen Mesoderm vom unteren Keimblatte ableitete.

---

[1] Der von Bürger geschilderte Bildungsmodus der Blutgefäße der Hirudineen erinnert in nicht geringem Grade an die Entwicklung eines Theiles des Blutgefäßsystems der Vertebraten. Wenn sich dazu noch herausstellen sollte, dass das Mesenchym der ersteren thatsächlich ebenfalls ein Derivat des Cölothels ist, so würde die Gefäßbildung in beiden Fällen durchaus übereinstimmen.

Bei *Lopadorhynchus* glaubte Kleinenberg (1886) die directe Bildung der Keimdrüsen vom Ectoderm constatirt zu haben; doch war das, wie wir oben gesehen haben, ein Irrthum.

Sodann hatte Nusbaum (1886) bei *Clepsine* einen entodermalen Ursprung der vermeintlichen Urgeschlechtszellen beschrieben, eine Beobachtung, die schon von Bergh (1886 A) und Whitman (1887) gebührend qualificirt worden ist.

Endlich hat noch vor Kurzem Pereyaslawzewa (1896) die Geschlechtszellenbildung bei *Nerilla antennata* in höchst origineller Weise dargestellt. Hier werden sehr verschiedene Ursprungsquellen der Keimproducte geschildert. Erstens entstehen nach der Angabe der Autorin sowohl Eier als Spermatozoen aus Zellen, die sich bei dem ausgebildeten Thier unmittelbar vom fertigen Darmepithel abtrennen sollen. Zweitens besitzt das Männchen im hinteren Leibesabschnitte noch besondere, großlappige Gonaden, in denen sich ebenfalls Samenelemente entwickeln. Diesen männlichen Keimdrüsen entsprächen beim Weibchen Samenblasen, die einer jeden äußeren oder inneren Öffnung entbehren; sie werden zugleich als umgewandelte Segmentalorgane aufgefasst. Auch in ihnen sollen sich Spermatozoen bilden, die aber schon von vorn herein dem Untergange geweiht seien, da sie auf keine Weise nach außen gelangen könnten. Allein die Neigung zur Production von Geschlechtsproducten ist bei *Nerilla* offenbar eine so große, dass außerdem gewisse, spindelförmige Zellen, die von Muskelelementen nicht zu unterscheiden seien, sich auch noch in Samenkörperchen umwandeln sollen. Das ist nun allerdings, wie die Verfasserin es selbst bezeichnet, »un exemple vraiment curieux«.

Ist das Mesoderm der Anneliden ein einheitliches Keimblatt?

Als die ersten Untersuchungen auf dem Gebiete der Evertebratenontogenie unternommen wurden, war von einer Frage nach der Einheit des mittleren Keimblattes noch nicht die Rede. Diese Frage bildete sich erst allmählich heraus in dem Maße, als unsere Kenntnisse in der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere nach und nach zu einem reichlicheren Thatsachenmateriale heranwuchsen, und erhielt in der bekannten Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig (1881) zum ersten Mal eine bestimmte Fassung. Sie wurde hier in negativem Sinne beantwortet, und darin liegt eben das Hauptverdienst der genannten Forscher. Dieses können ihnen die

zahlreichen, nachher in der Litteratur erschienenen Angriffe, die hauptsächlich gegen ihre vielfach verfehlten, phylogenetischen Speculationen, gegen den übermäßigen Schematismus und vorwiegend histologischen Standpunkt gerichtet waren, nicht nehmen. Jedenfalls ist nicht zu leugnen, dass es die Gebrüder Hertwig waren, die durch ihre systematische und vergleichende Zusammenstellung der bis dahin bekannten Thatsachen für alle neueren Mesodermtheorien, in welcher Gestalt sie auch immer erscheinen mögen, den Weg gebahnt haben.

Was nun die Anneliden anbelangt, so beurkunden die Mesodermgebilde bei ihrem Entstehen derartige Eigenschaften, dass ein Theil derselben in die Kategorie der Mesoepithelien oder des Mesoblastes der Gebrüder Hertwig eingereiht werden muss, während ein anderer Theil mehr oder minder vollkommen ihrem Mesenchymbegriffe entspricht. Wenn aber gelegentlich Mesenchymelemente von mesoepithelialen Anlagen ihren Ursprung nehmen oder secundär zu Geweben mit epithelialem Charakter zusammentreten, so gefährdet das noch lange nicht das Princip der theoretischen Zerlegung des sog. Mesoderms in seine heterogenen Bestandtheile, welches sich sowohl in ontogenetischer, als auch in phylogenetischer Anwendung als sehr fruchtbringend erwiesen hat.

Doch sehen wir zu, was uns die Entwicklungsgeschichte der Ringelwürmer über die Herkunft der beiden Kategorien von Mesodermgebilden berichtet.

Der ontogenetische Ursprung der heterogenen Mesodermbestandtheile.

Der Ursprung der Componenten des primären Mesenchyms.

Über die Herkunft derjenigen Mesodermgebilde, die wir in ihrer Gesammtheit oben als primäres Mesoderm oder primäres Mesenchym bezeichnet haben, gehen die Ansichten der Autoren sehr aus einander. Die einen lassen diese Gebilde aus einer allgemeinen Mesodermanlage entstehen, während andere Forscher dieselben bald vom Ectoderm, bald vom Entoderm oder von beiden primären Keimblättern zugleich ableiten.

Es liegt in der Natur der Sache, dass zur ersten Gruppe alle Forscher gehören, welche ihre Beobachtungen über die Entwicklung der Anneliden in jener Zeit unternahmen, als noch die Ansicht allgemein herrschte, dass das Mesoderm in ähnlicher Weise wie das

Ecto- und Entoderm ein einheitliches Ganzes vorstelle. Wir werden ihre Angaben, je nach der Zugehörigkeit der von ihnen als allgemeine Mesodermanlage aufgefassten Elemente zur einen oder zur anderen der beiden Kategorien von Mesodermgebilden, gehörigen Ortes näher betrachten. Ferner sind hierher auch diejenigen Autoren zu rechnen, welche, gleichviel ob sie einen principiellen Gegensatz von Mesenchym und Mesoepithel anerkennen oder nicht, die Lehre von der Einheit des mittleren Keimblattes aufrecht zu erhalten bestrebt sind.

Bekanntlich war es Hatschek, der als Erster in vollkommen bestimmter Weise das Vorhandensein besonderer primärer Mesodermgebilde bei Annelidenlarven hervorhob und nachher auf dieselben die theoretische Betrachtungsweise der Gebrüder Hertwig in Anwendung brachte. Jedoch führte er in allen seinen Arbeiten (1878, 1880, 1885 A, B) die Auffassung durch, dass Mesenchym und Mesoepithel aus einer gemeinsamen Anlage ihren Ursprung nähmen. In seinem Lehrbuch der Zoologie (1888—91) stellte Hatschek sodann der secundären, epithelogenen, hauptsächlich longitudinalen Körpermuskulatur der Anneliden die mesenchymogenen Muskeln gegenüber, zu denen er außer den primären, provisorischen Larvenmuskeln noch die äußeren, subdermalen Muskelschichten, vor Allem die Ringmuskelschicht, sowie die Muskeln der Mesenterien, der Dissepimente und zum Theil auch des Darmes rechnete; dabei nahm er dennoch für diese ganze zweite Gruppe von Annelidenmuskeln ein directes Abhängigkeitsverhältnis vom cölomatischen Mesoderm an. Und endlich kam Hatschek (1894) zu dem folgenden, allgemeinen Schlusse: »Bei den Cölomaten ist das Mesenchym genetisch mit den Cölomsäcken verknüpft; das Mesoderm (im Sinne der älteren Terminologie) ist eine genetisch einheitliche Anlage, welche sich in mesepitheliale und mesenchymatöse Bildungen gliedert.«

Es sei hier bemerkt, dass Hatschek in seinem Lehrbuche die Untersuchungen Kleinenberg's an der Larve von *Lopadorhynchus* und anderer mariner Formen überhaupt nicht erwähnt hat, in seinem letzten Aufsatze (1894) aber sich denselben gegenüber sehr skeptisch verhielt und da auch diejenigen Punkte hervorhob, die seiner Meinung nach noch »durch sorgfältige neue Beobachtungen zu prüfen wären«. Die betreffenden Beobachtungen Kleinenberg's waren aber doch inzwischen bereits von mir (1890 A) bestätigt worden. Ich denke, in dieser Beziehung konnte meine Aussage nicht missverstanden werden; sie lautete: »Bei der Untersuchung der *Lopado-*

rhynchus-Larve fand ich nun noch mehr solcher Mesenchymanlagen [ich sprach von den oben ausführlich beschriebenen, ectodermalen Neuromuskelanlagen] als mein Vorgänger, und zwar in der Regel ungefähr dort gelegen, wo die aus ihnen hervorgehenden Elemente nachher als Muskeln ihre Anheftung am Ectoderm haben.« Allein wir lesen bei HATSCHEK: »Die Beobachtungen neuerer Untersucher (BERGH, E. MEYER, WISTINGHAUSEN, WILSON, VEJDOVSKY) scheinen bald meine Angaben, bald diejenigen KLEINENBERG's über die Entwicklung der Anneliden zu bestätigen, doch sind wenige derselben einwandfrei.«

Natürlich steht es HATSCHEK frei, von den Beobachtungen anderer Forscher zu halten, was ihm beliebt; doch wird er es dann auch nicht übel nehmen, wenn wir seine Untersuchungen ebenfalls einer Kritik unterwerfen. Sehen wir also zu, auf was für eigene Beobachtungen HATSCHEK's Urtheil wohl begründet sein könnte.

Um den Ursprung der primären Mesenchymgebilde zu erklären, hatte HATSCHEK seiner Zeit behauptet, dass sich bei *Polygordius* und *Criodrilus* (1878, 1885 A), sowie bei *Echiurus* (1880) von den Vorderenden der Mesodermstreifen oder von der Vorderwand des ersten Paares der metameren Cölomsäcke einzelne Mesodermzellen ablösen und in die primäre Kopfhöhle gerathen. Bezüglich *Polygordius* folgte FRAIPONT (1887) seinem Beispiele, doch können diese Behauptungen beider Autoren nur die Bedeutung einer Vermuthung, nicht aber einer wirklichen Beobachtung haben, da keiner von ihnen auch nur eine einzige histogenetische Thatsache zum Beweise für die Richtigkeit seiner Angaben anführt.

Weiter fand HATSCHEK (1885 B) bei *Eupomatus* und einer nicht näher bestimmten Serpulide, dass dieselben zwei Polzellen, von denen nachher die Bildung der »secundären« Mesodermstreifen ausgeht, zuerst das »primäre« Mesoderm produciren. Diese Beobachtungen waren ausschließlich am lebenden Objecte gemacht. Hier erlaube ich mir nun die Frage, wie weit wir berechtigt sind, zu behaupten, dass von zwei benachbarten, verschieden großen Zellen die kleinere unbedingt von der größeren abstamme, wenn wir den betreffenden durch Mitose gekennzeichneten Theilungsact nicht gesehen haben? Im vorliegenden Falle aber hat HATSCHEK weder einen karyokinetischen Vorgang, noch überhaupt irgend welche Anzeichen einer Theilung der Urmesoblasten beschrieben, die darauf hinweisen könnten, dass die Elemente des primären Mesoderms wirklich von ihnen herrühren.

Anderweitige Arbeiten des genannten Autors über Anneliden-entwicklung sind mir nicht bekannt, und so will es mir scheinen, als bedürften die Beobachtungen Hatschek's, die sich auf die uns hier beschäftigenden Fragen beziehen, viel eher einer gründlichen Prüfung als die Untersuchungen Kleinenberg's, die jedenfalls nach den Methoden der neueren, vervollkommneten Technik ausgeführt worden sind, was sich von den ersteren gewiss nicht behaupten lässt.

Es war jedoch noch nicht so schlimm, wenn Hatschek seine Annahmen durch einschlägige Thatsachen nicht genügend zu stützen vermocht hat. Das hieraus hervorgegangene Unheil besteht vielmehr darin, dass andere Beobachter im Glauben an Hatschek's Autorität[1], ohne bessere Beweisgründe zu haben, nachher dasselbe behaupteten wie er. Ein Opfer dieser Leichtgläubigkeit haben wir bereits kennen gelernt — das war Fraipont, und hierher gehört zum Theil auch Wilson (1889). Bei *Lumbricus* beschrieb er nämlich einen besonderen »migratory mesoblast«, der durch Auswanderung von Zellen aus den Mesodermstreifen zwischen Ecto- und Entoderm entstehen soll. Sich auf diese gemeinsame Herkunft des mesenchymatösen und epithelialen Mesoderms und auf angebliche Übergänge des einen in das andere berufend, stellte Wilson den principiellen Gegensatz dieser beiden Arten von Gebilden in Abrede. Dabei wies er zugleich auf die Beobachtung Kleinenberg's hin, der zufolge bei *Lopadorhynchus* und einigen anderen Arten sich die ganze Splanchnopleura aus den von den Muskelplatten sich ablösenden Elementen zusammensetze. Hierin hatte sich aber Kleinenberg, wie ich oben gezeigt habe, versehen.

In einer späteren Abhandlung über Polychätenentwicklung gab nun Wilson (1890) bereits die Möglichkeit zu, dass das primäre Mesoderm von einer besonderen Bildungsquelle ausgehe, und nahm bloß noch an, dass vielleicht einige der vordersten Mesodermstreifenzellen nach ihrer Ablösung zu Mesenchymelementen würden.

Bezüglich Wilson's »migratory mesoblast« war Vejdovsky (1892) der Meinung, dass das wahrscheinlich dieselben Mesenchym-

[1] In meinem Aufsatze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) habe ich für den von Hatschek behaupteten gemeinsamen Ursprung des primären und secundären Mesoderms von ein und demselben Urmesoblastenpaare eine Erklärung zu geben versucht, da auch ich eine Zeit lang so unvorsichtig war, seiner Angabe ohne Weiteres Glauben zu schenken.

zellen seien, die auch er in der primären Leibeshöhle von *Rhynchelmis* und den Lumbriciden vorgefunden habe. Dabei erklärte Vejdovsky aber leider nicht näher, welche Art von Mesenchym er hier eigentlich meinte, was um so mehr nöthig gewesen wäre, als er ja mit dieser Benennung an verschiedenen Stellen seiner Arbeit recht verschiedene Elemente der primären Leibeshöhle bezeichnet hat. Gelegentlich erwähnt er übrigens auch selbst, dass aus den Epithelwänden des Kopfsomitpaares Zellen in die primäre Kopfhöhle einwandern und sich dort in mesenchymatöse Elemente verwandeln sollen (1890, 1892).

Ohne die Möglichkeit der Bildung eines retroperitonealen Gewebes, ähnlich dem secundären Mesenchym der Hirudineen, bei den Oligochäten direct in Abrede stellen zu wollen, muss ich doch sagen, dass ich eine solche für recht unwahrscheinlich halte. Und auch im letzteren Falle, ich meine die Blutegel, scheint mir die Sache noch gar nicht endgültig ausgemacht zu sein, da Bürger (1891, 1894) bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Gnathobdelliden meiner Meinung nach dem weiteren Schicksale der Elemente der äußeren Teloblastreihen nicht die genügende Aufmerksamkeit gewidmet hat. Es könnte sich vielleicht doch noch herausstellen, dass von den aus dem Cölomepithel in die retroperitoneale Gallertmasse immigrirenden Zellen bloß das Botryoidalgewebe gebildet werde. Ein derartiger genetischer Zusammenhang dieses Gewebes aber mit den peritonealen Wandungen der secundären Leibeshöhle wäre ganz wohl verständlich, da wir es hier offenbar mit einer Art von Phagocytärorganen zu thun haben.

Was nun die Polychäten anbelangt, so sei hier auf die Angabe von Häcker (1895) hingewiesen, welcher bei *Polynoë* keine Ablösung von Zellen von den Vorderenden der Mesodermstreifen vorgefunden hat. Dazu kann ich noch hinzufügen, dass auch ich nie etwas Derartiges bei den von mir untersuchten Annelidenlarven gesehen habe.

Weiter gehören hierher diejenigen Autoren, welche unter dem Einflusse der bekannten *Phagocytella*-Theorie Metschnikoff's (1882, 1886), wie auch der Letztere selbst, die Hertwig'schen Ansichten verwarfen und auf einer Einheit des mittleren Keimblattes bestanden[1].

[1] Es muss hier bemerkt werden, dass Metschnikoff sich der in Rede stehenden Frage gegenüber durchaus nicht so dogmatisch verhielt, wie viele von seinen Anhängern, sondern selbst auf gewisse Fälle hingewiesen hat, wo

Diese schöne Conception des genannten Forschers ist gewiss sehr bedeutungsvoll als Versuch einer Erklärung des phylogenetischen Ursprungs der beiden primären Keimblätter. Um jedoch alle complicirten Vorgänge zu erklären, die sich bei der Bildung der verschiedenen Mesodermbestandtheile abspielen, ist sie lange nicht ausreichend. Im Speciellen bezieht sich das auch auf die Anneliden.

Da wären nun zunächst die allgemeinen Betrachtungen Goette's (1884) über das Mesoderm der Würmer zu erwähnen; seine diesbezüglichen Untersuchungen an Anneliden (1882) aber sind gar zu oberflächlich, wie das auch schon andere Autoren hervorgehoben haben.

Auch Roule trat als Vertheidiger der Einheitslehre des mittleren Keimblattes auf und suchte mit Hilfe seiner unbrauchbaren Präparate von *Enchytraeoides*-Embryonen (1889) zu beweisen, dass bei Ringelwürmern mit »condensirter« Entwicklung das Mesoderm in Gestalt eines Mesenchyms entstehe, welches sich nachträglich theilweise in mesoepitheliale Gebilde verwandle. Bei marinen Anneliden dagegen, die in ihrer Entwicklung ein Trochophorastadium besitzen, sollen nach der Meinung von Roule (1894) — er selbst aber hat nur die Entwicklung von *Dasychone* und die auch recht schlecht untersucht — die beiden Urmesoblasten das primäre Mesenchym liefern, von dem ein Theil die Mesodermstreifen abgebe, während aus dem übrigen Theile Bindegewebselemente und Muskeln hervorgingen, die allem Anscheine nach im Kopfabschnitte der ausgebildeten Form persistiren. Es sind das wiederum die Ideen Hatschek's, obgleich schon fast bis zur Unkenntlichkeit verunstaltet.

Viel einfacher ging Rabl (1889) mit der Mesodermfrage bei Anneliden zu Werke. Ohne irgend welche eigene Beobachtungen auf diesem Gebiete zu besitzen, fiel es ihm gar nicht ein, noch lange

---

»wie z. B. bei Corallen nach Kowalevsky & Marion« Theile des Mesoderms vom Ectoderm ihren Ursprung nehmen. Das ist auch noch aus folgenden Sätzen ersichtlich, die wir in seiner Abhandlung (1886) lesen: »In Abhängigkeit vom Phagocytoblast, zum Theil auch vom Kinoblast entstanden emancipirt sich doch das Mesoderm früher (z. B. bei Ctenophoren oder später als ein besonderes Keimblatt, welches in der embryonalen Entwicklung eine wichtige Rolle spielt«; und ferner: »Es erweist sich somit eine gewisse Homodynamie in der Mesodermbildung, da sie zu verschiedenen Malen durch Zelleinwanderung zu Stande kommt.«

herumzusuchen, ob ein Unterschied zwischen primären und secundären Mesodermgebilden vorhanden sei oder nicht, sondern er leitete eben Alles von zwei Urmesodermzellen ab und war damit zufrieden. Für Rabl giebt es bekanntlich keine Widersprüche, da er Litteraturangaben, die ihm irgendwie unbequem sind, einfach nicht anerkennt. Dieses ungenirte Verfahren ist ihm bereits von verschiedener Seite zum Vorwurf gemacht worden, und doch hat er es auch in der neuen Auflage seiner »Mesodermtheorie« (1897) nicht für nöthig gefunden, die inzwischen mehrfach erfolgten Widerlegungen seiner doctrinären Ansichten auch nur eines Wortes der Erwiderung zu würdigen. Bergh (1890 A) hatte vollkommen Recht, wenn er behauptete, dass die Mesodermtheorie Rabl's einen offenbaren Rückschritt bedeute.

Wenden wir uns nun zu denjenigen Autoren, welche die Bildung des mittleren Keimblattes aus verschiedenen Ursprungsquellen annehmen, und betrachten wir zuerst die Angaben, nach denen die Elemente des primären Mesenchyms vom Entoderm abstammen sollen.

In seinem Lehrbuche der vergleichenden Embryologie wies Balfour (1880—81) darauf hin, dass bei einigen Polychätenlarven außer den Mesodermstreifen noch ein besonderes Mesoderm vorhanden sei, das hier in Gestalt von Muskelelementen der primären Leibeshöhle auftrete. Sie mit den sternförmigen Zellen im Kopfe der Oligochätenembryonen vergleichend, hielt er es für wahrscheinlich, dass diese Gebilde den amöboiden Zellen der Larven von Echinodermen, gewisser Mollusken und einiger anderer wirbellosen Thiere entsprächen. Darin liegt nun implicite eine Zustimmung, dass auch bei den Anneliden das primäre Mesenchym vom Entoderm seinen Ursprung nehmen dürfte.

Ähnliche Betrachtungen mögen auch Metschnikoff (1882) zur Annahme Veranlassung gegeben haben, dass die von ihm bei ganz jungen Larven von *Polygordius* (eigentlich *Protodrilus*) vorgefundenen, freien Mesodermzellen wahrscheinlich vom Entoderm herrühren. Er schloss sich in dieser Beziehung der Meinung Repiachoff's (1881) an, welcher ebenfalls glaubte, dass das Mesoderm bei *Polygordius* (*Protodrilus*) und *Saccocirrus* allem Anscheine nach aus dem unteren Keimblatte entstehe. Doch muss hier bemerkt werden, dass sich die Äußerung Repiachoff's nicht auf Elemente des primären Mesoderms, sondern auf die Polzellen der Mesodermstreifen bezog.

Angaben von einem entodermalen Ursprunge des Mesenchyms

begegnen wir noch bei Vejdovsky (1888—92). In seiner umfangreichen Arbeit über die Entwicklung der Oligochäten hat Vejdovsky an der Oberfläche der centralen Dottermasse der Embryonen gelegene Entodermzellen beschrieben, von denen er behauptete, dass ein Theil in den zwischen Ecto- und Entoderm befindlichen, spaltförmigen Raum austrete und die Bedeutung von Mesenchymzellen hätte. Später würden dieselben undeutlich und verschwänden wahrscheinlich mit der Größenzunahme der Mesodermstreifen vollständig. Weiter sagt dann Vejdovsky, dass entodermale Mesenchymzellen in einem älteren Stadium in den Dotter eindringen und dort das Mitteldarmepithel herstellen sollen. Alles das bezieht sich auf *Rhynchelmis*, wo Vejdovsky auch schon früher, nämlich im Blastocöl der Gastrula, eine gewisse Anzahl ebenfalls dem Entoderm anliegender Mesenchymzellen, jedoch unbekannten Ursprungs, beobachtet hatte. Von denselben meinte er, dass sie denjenigen Elementen der Lumbricidenlarven entsprechen könnten, aus welchen sich die larvalen Excretionsorgane entwickeln. An einer anderen Stelle giebt jedoch Vejdovsky an, dass die larvalen Pronephridien der Regenwürmer sich aus Mesenchymzellen bilden, die wahrscheinlich vom Ectoderm herrühren, da hier keine einzige Entodermzelle in die primäre Leibeshöhle auswandere, die Urmesoblasten sich zu dieser Zeit aber noch nicht zu theilen begonnen hätten. Auch das ist übrigens kaum mehr als eine Vermuthung, denn aus der zum Beweise angeführten Abbildung (Taf. 18 Fig. 1*ms*), wo ein Theil der besagten Mesenchymelemente noch mit dem Ectoderm in Zusammenhang stehen soll, ist nur so viel ersichtlich, dass dieselben sich im Zwischenraum zwischen dem äußeren und inneren Blatte befinden. Endlich beschreibt Vejdovsky, wie bereits erwähnt, noch an verschiedenen Stellen seiner Arbeit die Bildung von Mesenchym durch Auswanderung von Zellen aus den Kopfsomiten, also aus dem secundären Mesoderm. Wie man aus allen diesen sich vielfach widersprechenden Angaben Vejdovsky's sehen kann, war er über den Ursprung des uns beschäftigenden Gewebes bei Oligochäten noch lange nicht ins Reine gekommen. Dabei verwickelte er die Sache in ganz unnöthiger Weise noch mehr, indem er auch Elemente der entodermalen Mitteldarmanlage als Mesenchym bezeichnete.

Es ist somit keine einzige sicher begründete Thatsache bekannt, die zu Gunsten einer entodermalen Ableitung des primären Mesoderms der Anneliden spräche.

Übrigens hat schon Nusbaum (1886) behauptet, dass bei *Clepsine*

das Mesenchym einen doppelten Ursprung habe. Einmal entstehe es aus den mesodermalen Dissepimenten, deren Elemente sich in der Leibeshöhle zerstreuen und zu Bindegewebe und Muskeln werden sollen; und außerdem sei hier noch eine entodermale Bildungsquelle von Mesenchymzellen vorhanden. Die letztere brauchte nun der Autor offenbar nur dazu, um auch bei den Hirudineen das innere Neurilemm und die Neuroglia des Bauchmarks für entodermale Gebilde erklären zu können, wie er das früher behufs einer Beweisführung, dass die genannten Gebilde der Wirbelthierchorda homolog seien, für die Arthropoden gethan hatte. Die erwähnte Beobachtung Nusbaum's an *Clepsine* gehört wahrscheinlich auch zu denjenigen, welche Whitman (1887) als »inventions, pure and simple« qualificirt hat.

Viel zahlreicher sind die Litteraturangaben, wonach diejenigen Gebilde der Anneliden, die ich als Derivate des primären Mesenchyms bezeichnet habe, vom Ectoderm abstammen.

Schon Kleinenberg (1878) hatte bei den Embryonen von *Lumbricus trapezoides* zwischen den Mesodermstreifen und dem an diesen Stellen verdickten Ectodermepithel besondere Zellen bemerkt, von denen er glaubte, dass sie hier aus dem äußeren Keimblatt auswandern und sich den Mesodermstreifenelementen beigesellen[1].

Diese Schlussfolgerung Kleinenberg's war nun verfehlt, die Beobachtung selbst aber hat sich als vollkommen zutreffend erwiesen. Wie Bergh (1890 C) gezeigt hat, muss auch Kowalevsky (1871), so weit das aus seinen Abbildungen hervorgeht, die erwähnte Zwischenschicht bei *Euaxes* (*Rhynchelmis*) gesehen haben, ohne ihr jedoch eine besondere Bedeutung zuzuschreiben. Ferner hatte Vejdovsky (1890) bei *Rhynchelmis* und bei den Lumbriciden dieselben Zellen wiedergefunden, die Erscheinung aber in umgekehrter Weise, d. h. so gedeutet, als gingen hier Mesodermelemente in das Ectoderm zu dessen Verstärkung über. Die Unhaltbarkeit dieser

[1] In seiner *Lopadorhynchus*-Arbeit (1886) erwähnt Kleinenberg eine Angabe Semper's (1876), der zufolge auch bei der Knospung der Naideen eine Einwanderung von Ectodermzellen in das Mesoderm an verschiedenen Stellen stattfinden soll. Leider steht mir die bekannte Abhandlung Semper's augenblicklich nicht zur Verfügung, so dass ich mich mit dem angeführten Citate Kleinenberg's begnügen muss.

Auffassung wurde dann von Bergh bewiesen, worauf sie Vejdovsky (1892) zurückzog.

Die Beobachtung Kleinenberg's wurde erst verständlich, nachdem wir durch Whitman (1878) über die Bedeutung der sog. Teloblasten von *Clepsine* nähere Aufschlüsse erhalten hatten.

Abgesehen von den Urmesodermzellen, die ja auch zu dieser Kategorie von embryonalen Gebilden gehören, waren die Whitman'schen Teloblasten sowohl bei Hirudineen als auch bei Oligochäten schon früher von verschiedenen Forschern gesehen worden. Eine sorgfältige Zusammenstellung der älteren, hierauf bezüglichen Angaben von Rathke (1862), Robin (1875) und Bütschli (1877) über Blutegel, so wie von Kowalevsky (1871) über *Tubifex* finden wir bei Bergh (1890 C). Außerdem hat Vejdovsky (1888) gezeigt, welche von den bei Kowalevsky beschriebenen Furchungszellen der *Rhynchelmis*-Embryonen seinen sog. Mesomeren entsprechen dürften, und bezüglich der letzteren hat wiederum Bergh nachzuweisen versucht, welche von ihnen die Bedeutung von äußeren Teloblasten hätten.

Die Elemente der oben erwähnten Zwischenschicht, die Kleinenberg und Kowalevsky beschrieben oder nur in den Abbildungen dargestellt hatten, haben sich nun als directe Abkömmlinge dieser äußeren Teloblasten herausgestellt. Die aus der Theilung der letzteren hervorgehenden, longitudinalen Zellreihen hatte zwar auch schon Metschnikoff (1871) im Keimstreifen von *Clepsine* wahrgenommen, doch war es jedenfalls erst Whitman (1878), der ihren genetischen Zusammenhang mit den betreffenden terminalen Polzellen erkannte.

Auf Grund einer kritischen Durchsicht der einschlägigen Litteratur, wie sie uns Bergh geliefert hat, kann man nunmehr als ausgemacht annehmen, dass bei vielen Hirudineen und Oligochäten, und unter diesen auch bei *Branchiobdella*, um nach den Abbildungen Salensky's (1887 A) zu urtheilen, in der Embryonalentwicklung gewöhnlich fünf Paar Teloblasten auftreten, die eben so viele Zellreihen erzeugen. Das innerste Paar derselben sind die beiden Urmesoblasten, und ihre Zellreihen die Mesodermstreifen.

Was nun die äußeren Teloblasten und die zugehörigen Zellstreifen betrifft, so ist über deren weiteres Schicksal sehr viel gestritten worden; doch auch jetzt kann diese Frage noch lange nicht als endgültig beantwortet betrachtet werden.

In seiner ersten Abhandlung über *Clepsine* sprach Whitman

(1878) bekanntlich die Ansicht aus, dass aus den in Rede stehenden Elementen das Bauchmark entstehe, wesshalb er dieselben damals als Neuroblasten bezeichnete.

Dieser Ansicht kommt die Auffassung Apáthy's (1889, 1891) am nächsten, welcher behauptete, dass bei den Blutegeln bloß die äußerste, laterale Zellreihe einer jeden Seite sich nicht am Aufbau des Rumpfnervensystems betheilige, da aus ihr die Längsmuskeln des Körpers hervorgingen. Von einer Bildung der Nephridien und der Ringmuskulatur aus den äußeren Teloblastreihen will Apáthy nichts wissen.

Nach dem Erscheinen der beiden ersten Arbeiten Bergh's (1885 A, B) über die Metamorphose der Gnathobdellidenlarven gab Whitman (1887) seine ursprüngliche Deutung der von ihm nunmehr als Teloblasten bezeichneten Polzellen der äußeren Zellreihen zu Gunsten einer neueren Auffassung auf, wonach bei *Clepsine* aus dem mittleren Streifenpaare das Bauchmark, aus den zwei folgenden Streifenpaaren die Nephridien und aus den äußersten, lateralen Zellstreifen wahrscheinlich Muskeln gebildet werden sollten.

Fast dasselbe fanden darauf auch Wilson (1887, 1889) bei Lumbriciden und Bourne (1894) bei *Mahbenus* und *Moniligaster*. Beide Forscher glaubten jedoch noch die Borstensäcke von den äußeren Teloblastreihen ableiten zu können, während die Beziehungen der letzteren zur Muskulatur ihnen unbekannt blieben.

Eine andere Auffassung vertritt Bergh in seinen entwicklungsgeschichtlichen Abhandlungen über Blutegel und Regenwürmer (1885 A, B; 1890, 1891). Seinen Beobachtungen nach sollen bloß die beiden medianen Zellreihen zum Bauchmark werden, in dessen Bildung noch primäre, larvale Nervenzellen, die in der mittleren Ectodermpartie entstehen, mit einbezogen würden. Die drei übrigen Zellstreifenpaare liefern dagegen seiner Meinung nach nur die subdermale Ringmuskulatur, in keinem Falle aber Segmentalorgane oder Borstendrüsen. Außerdem entstehe aus ihnen bei den Gnathobdelliden, die ihr primäres Larvenectoderm sammt den anliegenden provisorischen Muskeln während der Metamorphose einbüßen, auch noch das bleibende Ectodermepithel der ausgebildeten Form.

Im Gegensatze zu Bergh behauptete schließlich Vejdovsky (1892), dass bei den Lumbriciden sich die Ringmuskulatur nur aus einer oder aus zwei der äußersten, lateralen Zellreihen jeder Seite entwickeln könnte, da vom dritten Streifenpaare die »Pronephridien« ihren Ursprung nähmen, wie Vejdovsky die in Entwicklung

begriffenen Segmentalorgane bezeichnet, so lange sich deren Trichteranlagen noch nicht in das Cölom hin geöffnet haben.

Auch bei Polychäten, nämlich in der Entwicklung der Trochophora von Nereiden, sind von Wistinghausen (1891) und Wilson 1890, 1892) an den Hinterenden der jungen Bauchplatten große Zellen aufgefunden worden, welche der letztere Autor mit den äußeren Teloblasten der Hirudineen und Lumbriciden verglichen hat. Dass sich aus ihnen das Bauchectoderm und das Bauchmark entwickeln dürften, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Ob sie jedoch auch das Zellmaterial für die Bildung der Ringmuskulatur oder der Nephridien produciren, konnte nicht ermittelt werden, da die Elemente der betreffenden Zellreihen schon früh sehr klein würden und dann von den Zellen des übrigen Ectoderms nicht mehr zu unterscheiden wären.

Aus allem Vorhergehenden ist nun jedenfalls ersichtlich, dass wenigstens bei verschiedenen Oligochäten und Hirudineen ein großer Theil von denjenigen definitiven Muskeln, die ich zur primären Muskulatur der Anneliden zähle, nämlich die ganze subdermale Ringmuskulatur des Rumpfes, unabhängig von den Mesodermstreifen entsteht. Dabei erscheint es als eine sehr bedeutungsvolle Thatsache, dass in gewissen Fällen das bleibende Hautepithel und die ihm anliegenden Ringmuskeln einen gemeinsamen Ursprung aus ein und denselben Teloblastreihen haben. Diese Thatsache dürfte allein genügen, um jeden Zweifel an der Abstammung des besagten Theiles der definitiven Körpermuskulatur vom Ectoderm zu zerstreuen.

Im selben Sinne lassen sich auch noch einige Beobachtungen über Regenerationsvorgänge bei Anneliden verwerthen, obgleich dieselben, da sie sich nicht unter normalen, ontogenetischen Verhältnissen abspielen, eigentlich nicht als den embryologischen Argumenten ganz ebenbürtige Beweise in Betracht kommen können.

Allerdings hatte Emery (1886), welcher die Regeneration bei *Nephthys*, *Lumbriconereis* und *Asterope* untersucht hat, die Ansicht ausgesprochen, dass sich die neu entstehenden Keimblätter aus den entsprechenden, alten Geweben bilden müssten, und bezweifelte, dass hier vom Ectoderm her neue Elemente an das Mesoderm geliefert würden. Er gab jedoch selbst zu, dass es ihm nicht gelungen sei, diesen aprioristisch aufgestellten Satz durch directe Beobachtung zu beweisen.

Bei *Lumbricus* sollen nun nach Randolph (1891), abgesehen

von der Hauptmasse des Mesoderms, noch besondere Zellen unbekannter Herkunft auftreten, aus denen unter Anderem die subdermale Ringmuskelschicht hervorgehe.

Die neueren von Häpke (1897) an regenerirenden Naideen und von Michel (1896 A, B) an Lumbriciden, *Nephthys* und einigen anderen Polychäten angestellten Untersuchungen haben nun gezeigt, dass sich die Ringmuskulatur des Körpers durchaus selbständig, und zwar aus dem neu entstandenen Ectoderm, entwickelt.

Berücksichtigt man hierbei die Angabe Emery's, dass während der Regeneration die Borstenmuskeln von der Ringmuskulatur ihren Ursprung nehmen sollen, so würde das ein weiteres Beispiel für eine ectodermale Abstammung von definitiven Muskeln abgeben, die zur Kategorie der primären Muskeln gehören.

Hierher ist ferner zu rechnen die bereits erwähnte Angabe Michel's, dass die Dissepimentmuskeln ebenfalls aus Ectodermzellen entstehen und erst secundär in die Mesodermplatten eindringen, welche den embryonalen Mesodermstreifen entsprechen.

Bei Polychätenlarven hatte zuerst Kleinenberg (1886) die Bildung von Primärmuskeln aus besonderen, ectodermalen Anlagen beobachtet; er fand sie nicht nur bei *Lopadorhynchus*, sondern auch noch bei einigen anderen Anneliden. Doch sollten seiner Meinung nach aus diesen »Neuromuskelanlagen« ausschließlich provisorische Muskeln der Trochophora hervorgehen.

In meinem Aufsatze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) hatte ich darauf mitgetheilt, dass ich bei derselben Form, die auch Kleinenberg untersucht hat, noch eine weit größere Anzahl derartiger Anlagen aufgefunden hätte, die ungefähr dort gelegen seien, wo sich nachher die betreffenden Primärmuskeln am Ectoderm inseriren. Schon damals hatte ich mich in dem Sinne ausgesprochen, dass nicht nur die provisorischen, sondern auch alle definitiven, primären Muskeln des Annelidenkörpers von diesen Anlagen, nicht aber von den Mesodermstreifen herrühren, und hatte dort auch diejenigen Muskeln der Ringelwürmer aufgezählt, die ich für primäre halte.

Von neueren Untersuchungen lassen sich zu Gunsten meiner Auffassung die Beobachtungen von Schimkewitsch (1894) über die Entwicklung des *Dinophilus* vom Weißen Meere anführen[1].

[1] Ich bin vollkommen mit Schimkewitsch einverstanden, wenn er *Dinophilus* als ein echtes Annelid, und zwar »des oligomeren Typus«, jedoch mit

Schimkewitsch sagt ausdrücklich, das Mesoderm habe hier, »wie bei einigen Anneliden, einen doppelten Ursprung: es entsteht aus Urmesodermzellen oder mesoepithelialer Anlage und aus Mesenchym, das von dem Ectoderm abstammt«. Das Mesenchym bilde sich durch »Immigration der Ectodermzellen im Vordertheil des Embryos«, könne aber in späteren Stadien von den Elementen des Mesoepithels nicht mehr unterschieden werden. Berücksichtigt man jedoch die große Ähnlichkeit der Muskulatur von *Dinophilus* mit der Muskulatur gewisser Annelidenlarven, besonders zu Beginn der Metamerisirung des Körpers, so erscheint es mehr als wahrscheinlich, dass alle Muskeln des ersteren zur Kategorie der Primärmuskeln gehören und als solche von der erwähnten Mesenchymanlage herstammen. Zwar leitet Schimkewitsch die beiden ventralen Längsmuskeln von den Mesodermstreifen ab, doch scheint mir das nicht genügend bewiesen. Auf Grund der Fig. 73a und 74 kann man viel eher vermuthen, dass dieses nicht der Fall sei, da hier die bezeichneten Muskeln, vollkommen deutlich abgegrenzt, nach außen vom secundären Mesoderm liegen und gegen die cölomatische Gonadenhöhle hin vom Mesoepithel bedeckt sind. Bei den Anneliden findet nun aber eine derartige Abspaltung der peritonealen Deckschicht von der secundären Muskulatur in der Regel erst viel später statt, oder sie bleibt auch ganz aus, wie das bei Formen mit degenerativ vereinfachter Organisation häufig vorzukommen pflegt. Und zu solchen gehört *Dinophilus* gewiss, wenn wir ihn überhaupt zu den Ringelwürmern rechnen wollen.

embryonalen Charakteren bezeichnet. In diesem Sinne habe ich auch ähnlich wie Lang (1884), der meine Entdeckung metamerer Protonephridien bei *Dinophilus* noch vor deren Veröffentlichung in seiner Polycladenmonographie zu phylogenetischen Speculationen über das Excretionssystem der Würmer verwerthet hat, ein annelidenlarvenähnliches Geschöpf genannt. Jedoch glaube ich nicht, dass diese Species diejenigen Beziehungen zu den Rotatorien habe, die ihr Schimkewitsch zuzuschreiben geneigt ist. Meiner Meinung nach darf *Dinophilus* nicht als ein Räderthier aufgefasst werden, bei welchem gewisse Organe eine metamere Anordnung erlangt hätten. In der segmentalen Wiederholung der Bauchmarkganglien und der Excretionsorgane, sowie besonders in der früh auftretenden und gleich darauf wieder verschwindenden Segmentirung der Mesodermstreifen, wie sie Schimkewitsch bei seinem *Dinophilus* beschreibt, haben wir viel eher die Anzeichen einer einst weit ausgebildeteren Körpermetamerie zu erblicken. Sie wird hier secundär, durch degenerative Vereinfachung oder, was dasselbe bedeutet, durch Stehenbleiben der Embryonalentwicklung gewisser Organe und der äußeren Körperform in verschiedenen, jüngeren Larvenstadien zum größten Theile verloren gegangen sein.

Bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* hatte KLEINENBERG (1886) zwei Paar primäre Muskelelemente producirender Neuromuskelanlagen beschrieben, die am unteren Prototrochrande in der ventralen Hälfte des äquatorialen Kreisumfanges der Larve gelegen sind. Eben solche Anlagen beobachtete er auch bei anderen Phyllodociden und fand sie besonders kräftig entwickelt bei *Lepidonotus*. Ferner theilt uns KLEINENBERG mit, dass bei einer großen Eunicidenlarve ein Paar ebenfalls Muskelzellen liefernder, subtrochaler Ectodermverdickungen am dorsalen Abschnitt des Wimperkranzes vorhanden seien.

Außerdem können wir aus KLEINENBERG's Beschreibung und Abbildungen mit ziemlicher Sicherheit schließen, dass er sowohl die rudimentären Analcirrenanlagen, als auch die beiden sich längs den medianen Bauchplattenrändern hinziehenden Reihen von larvalen Sinnesorganen gesehen hat, nur dass ihm die Bildung von Myoblasten in denselben entgangen war.

Die Lagebeziehungen und der Bau der zahlreichen Neuromuskelanlagen, die ich bei *Lopadorhynchus* am äquatorialen Wimpergürtel und in der unteren Hemisphäre der Trochophora aufgefunden habe, sind im dritten Abschnitt der vorliegenden Arbeit ausführlich beschrieben. Hier jedoch will ich noch kurz die Resultate meiner Beobachtungen an anderen Polychätenlarven mittheilen.

Größere, äquatoriale Neuromuskelanlagen besitzen die von mir untersuchten Larven der Phyllodociden, Aphroditeen und Euniciden.

Bei der großen Phyllodocidenlarve konnte ich, abgesehen von einer diffus am ganzen Umkreise des Prototrochs stattfindenden Bildung einzelner Myoblasten, ähnlich wie bei *Lopadorhynchus* das Vorhandensein von zwei Paar oberer (*oPnm*, *Onml*) und drei Paar unterer (*uPnm*, *Unmr*, *Unml*) typischer Neuromuskelanlagen des äquatorialen Ringsystems constatiren. Hier sind die beiden mittleren Paare (*oPnm*, *uPnm*) etwas weiter von der Medianebene entfernt, so dass das obere Paar gerade an die Abgangsstelle der aufsteigenden Wimperorgannerven (n^1) zu liegen kommt. Das untere Anlagenpaar zeichnet sich dadurch aus, dass es die vorderen, seitlichen Ausläufer des Bauchschildes, welche das Niveau der Mundöffnung nach oben hin weit überragen, durchsetzt. Von den beiden lateralen Paaren der äquatorialen Muskelanlagen (*Onml*, *Unml*) gelangt das obere Paar in diesem Falle zu einer bedeutend stärkeren Ausbildung als das untere, so dass in demselben der Unterschied von Nerven-, Sinnes- und Muskelzellen besonders schön zu Tage tritt.

Auch die an den unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Sc*) gelegenen Anlagen (*Unmv*) sind sehr stark entwickelt.

In älteren Entwicklungsstadien einer immerhin noch runden Trochophora von einer anderen, dunkelgrün pigmentirten Phyllodocidenspecies habe ich vorläufig bloß die Anlagen *uPnm* und *Unml* unterscheiden können.

Bei der *Polynoë*-Larve fand ich am oberen Rande des Prototrochs nur das mediane Paar Neuromuskelanlagen (*oPnm*), und zwar ebenfalls von der ventralen Mittellinie ein wenig nach beiden Seiten hin abgerückt. Das entsprechende untere Anlagenpaar scheint hier zu fehlen. Von den drei Paar unteren äquatorialen Anlagen, die bei *Polynoë* vorhanden sind, entspricht ein Paar den bei *Lopadorhynchus* an den Connectiven gelegenen Anlagen (*Unmv*) vollkommen. Das zweite, laterale Paar (*Unml*) ist sehr stark entwickelt, aber ein wenig mehr gegen den Rücken hinauf verlegt, und das dritte, bedeutend kleinere Anlagenpaar befindet sich bereits ganz auf der dorsalen Oberfläche rechts und links von der Sagittalebene.

Beide Eunicidenlarven, die ich untersucht habe, besitzen gut ausgebildete, obere mediane und untere laterale Neuromuskelanlagen am äquatorialen Ringsysteme (*oPnm*, *Unml*); von ihnen liegt das laterale Paar, eben so wie im vorhergehenden Falle, mehr dorsal. Bei der erwähnten großen Eunicidenlarve sah ich außerdem noch die oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs (*Onml*), so wie am Unterrande des Wimperkranzes die Anlagen *Unmv* und *uPnm*.

Im Bereiche des unteren Ringnerven habe ich bei der großen Phyllodocidentrochophora ganz dieselben Gruppen von Nervenzellen und zwischen ihnen aus dem Ectoderm entstehende Muskelzellen vorgefunden wie bei *Lopadorhynchus*.

Von den größeren, zu diesem Systeme gehörigen Anlagen kommt das median ventrale Paar (*unmv*), welches der Mundöffnung unten anliegt, bei *Polynoë* und bei der kleinen Eunicidenlarve vor.

Sodann fand ich in der Unterlippe bei den Larven von *Phyllochaetopterus* mehrere, mit axialen Bündeln von Sinneszellen ausgestattete Neuromuskelanlagen, an deren Basaltheilen die Stomodäalnerven vorbeiziehen. Außerdem werden bei dieser Form Muskelzellen am oberen Rande der Wimperringe gebildet, welche den mittleren Theil des Larvenkörpers umgürten und von eigenen Muskelringen begleitet sind.

Kleinenberg behauptete, dass diese postoralen Wimpergürtel

oder Paratroche keine entsprechenden Ringnerven hätten. Auf Grund einiger an meinen Präparaten bemerkten Andeutungen sprach ich in der russischen Ausgabe dieser Arbeit die Vermuthung aus, dass solche Nerven hier wohl vorhanden sein müssten, aber von KLEINENBERG wahrscheinlich bloß nicht erkannt wären, wie er auch so manche anderen feineren Nerven bei der Larve von *Lopadorhynchus* nicht bemerkt habe. Nachträglich ist es mir nun gelungen, die besagten Paratrochnerven ganz deutlich zu Gesichte zu bekommen. Es sind das allerdings recht dünne Ringnerven, die am unteren Rande der Mesotroche verlaufen und den übrigen segmentalen Nerven des Mittelkörpers vollkommen entsprechen — ein Verhalten, das für die Beurtheilung der Wimperringnerven überhaupt von wesentlicher Bedeutung sein dürfte. Sehr deutlich ist bei der großen Phyllodocidenlarve am analen Wimperkranze ein das Proctodäum umringendes Nervenfasergeflecht zu erkennen, welches gewissermaßen auch einen Paratrochnervenring darstellt, von KLEINENBERG aber ebenfalls nicht erkannt worden war.

Die Bildung primärer Muskelzellen in den Analcirrenanlagen beobachtete ich bei der großen Phyllodocidentrochophora, bei *Polynoë* und bei beiden Eunicidenlarven. Hier bilden sich diese Anlagen überall zu bleibenden Körperanhängen aus, während sie bei *Lopadorhynchus* später verschwinden. Ein ähnlicher Fall liegt offenbar auch bei *Polygordius* vor, wo die entsprechenden Gebilde, die im Obigen als adanale Mesenchymanlagen bezeichnet wurden, gleichfalls eine recht bedeutende Anzahl von Myoblasten produciren und darauf rückgebildet werden. Somit hätte auch die Trochophora von *Polygordius* ein Paar vergänglicher Analcirrenanlagen, welche zeitweilig als Muskelbildungsherde functioniren.

Der größte Theil der definitiven Primärmuskeln des Rumpfes geht bei der Larve von *Lopadorhynchus* aus den lateralen und medialen, in Längsreihen angeordneten Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten hervor, und so wird sich die Sache wohl noch bei vielen Annelidenlarven verhalten.

Zunächst hatte ich die vier Anlagenreihen bloß bei der großen Phyllodocidenlarve wiedergefunden, dann aber nach erneuter Durchmusterung meiner Präparate gelang es mir, das Vorhandensein dieser Gebilde, so wie der sie begleitenden lateralen und ventralen Längsnervenstämme auch bei den Larven von *Phyllochaetopterus* zu constatiren. Außerdem sah ich die seitlichen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten noch bei *Polynoë* und bei der kleinen

Eunicidenlarve. Von den beiden letzteren Arten hatte ich bloß ältere Larven zu meiner Verfügung, bei denen die Bauchplatten median bereits an einander gerückt waren. Das mag der Grund sein, warum ich die Anlagen, die sich möglicher Weise an diesen Rändern der Platten befinden, nicht mehr zu unterscheiden vermocht habe.

Bei Beschreibung des Rumpfmesenchyms der Larven von *Psygmobranchus* und *Polygordius* habe ich darauf hingewiesen, dass diejenigen Zellen, welche später zu Elementen der bleibenden, primären Muskulatur werden, anfangs eben so längs den Seitenlinien des Körpers und den medianen Rändern der Mesodermstreifen angeordnet seien. Eine derartige Anordnung dieser Elemente könnte vielleicht auch hier ihre Ursache darin haben, dass dieselben ähnlich wie bei *Lopadorhynchus* aus auf einander folgenden, ectodermalen Anlagen hervorgegangen sind. Außerdem habe ich aber bei *Polygordius* besonders im Bereiche der Seitenlinien verschiedentlich junge Myoblasten vorgefunden, die sich da gleichsam direct aus dem Ectoderm auskeilten. Im Hinblick auf die übrigen Fälle erhält auch die letztere, wenngleich nur unvollständige Beobachtung eine gewisse Bedeutung.

Das Vorhandensein von serialen Neuromuskelanlagen an den Bauchplattenrändern der erwähnten Polychätenlarven giebt uns einen Anhaltspunkt dafür, wie sich der teloblastische Entwicklungsmodus herausgebildet haben könnte, der bei Bildung der definitiven Ringmuskulatur verschiedener Oligochäten und Hirudineen beobachtet worden ist.

Stellen wir uns vor, dass bei einer gesteigerten Productionsfähigkeit der zugleich als primäre Sinnesorgane functionirenden Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten überzählige Myoblasten erzeugt wurden und sich den aus anderen ectodermalen Quellen entstandenen Muskeln beigesellten. Solche Elemente konnten nun nach und nach die Myoblasten derjenigen Primärmuskeln, zu deren Verstärkung sie anfangs herbeigezogen wurden, vollkommen ersetzen, so dass deren Bildung in situ nicht mehr nöthig war. So mögen die Neuromuskelanlagen der Bauchplattenränder allmählich die Production des größten Theiles der definitiven Primärmuskeln des Rumpfes übernommen haben. Nun sind aber diese Bildungsherde bei den genannten Polychätenlarven schon in regelmäßige Längsreihen angeordnet, und da ist es denn bei dem allgemein terminalen Wachsthum des ganzen Larvenrumpfes leicht begreiflich, dass

am hinteren Körperende gewisse embryonale Zellen die Aufgabe erhalten konnten, das Zellmaterial für jene Anlagenreihen unter der Form von nach vorn vorwachsenden Streifen zu liefern. Bei der Ausbildung dieser teloblastischen Entwicklungsweise konnten verschiedene Varianten derselben entstehen, von denen die zwei folgenden thatsächlich nachgewiesen sind. In dem einen Falle wurde in den Teloblasten ein relativ indifferentes, ectodermales Bildungsmaterial zusammengezogen, und dann liefern die bezüglichen Zellreihen nachher außer Muskeln auch noch das Hautepithel für die ausgebildete Form, wie wir das bei den Gnathobdelliden sehen. Im zweiten Falle dagegen hatte sich in den Polzellen der Streifen bloß dasjenige plastische Material concentrirt, welches früher ausschließlich zur Bildung primärer Muskelelemente diente, und diese Variante finden wir bei *Clepsine* und bei den Lumbriciden verwirklicht.

Hier muss jedoch bemerkt werden, dass die äußeren Teloblasten der Oligochäten und Hirudineen möglicher Weise noch irgend welche anderen ectodermalen Bildungen liefern, z. B. primäres Stützgewebe, vielleicht auch Theile der Excretionsorgane, wie das von einigen Forschern behauptet wurde. Diese Frage scheint noch keineswegs endgültig entschieden zu sein.

Außerdem ist es meiner Ansicht nach auch noch nicht ausgemacht, dass die besagten Polzellen, abgesehen vom definitiven Hautepithel bei den Kieferegeln, wirklich nur der bleibenden, subdermalen Ringmuskelschicht den Ursprung geben. In dieser Beziehung lassen die Beobachtungen von Whitman, Wilson, Bergh, Vejdovsky und Bürger noch Manches zu wünschen übrig. Andererseits aber scheint mir aus einigen Bemerkungen im Texte und aus gewissen Einzelheiten in den Abbildungen, die wir in den Arbeiten der genannten Autoren vorfinden, hervorzugehen, dass außer der Ringmuskulatur aus den äußeren Teloblaststreifen der erwähnten Würmer wenn auch nicht alle übrigen, so doch gewiss noch manche anderen, definitiven Primärmuskeln des Rumpfes entstehen dürften.

So sagt z. B. Wilson (1892), dass bei *Lumbricus* der »migratory mesoblast« der Rumpfregion von den lateralen Rändern der Mesodermstreifen seinen Ursprung nehme und sich von da aus gegen den Rücken hin ausbreite, wo er ein lockeres, aus polymorphen Zellen zusammengesetztes Gewebe zwischen Ecto- und Entoderm herstelle. Hierher gehört wahrscheinlich auch ein Theil jener, wie Vejdovsky (1890) meinte, entodermalen Mesenchymelemente, die bei *Rhynchelmis* der Anlage des Mitteldarmes von außen anliegen sollen.

Alles das werden wohl hauptsächlich Myoblasten für die Ringmuskelschichten nicht nur der Haut, sondern auch des Darmes sein, deren Ursprung von den äußeren Teloblasten ich ebenfalls für recht wahrscheinlich halte. Bei Bergh nämlich sieht man auf zwei Schnittbildern von *Lumbricus* (1890 Fig. 21) und *Clepsine* (1891 Fig. 2 iv) Zellen der »äußeren Muskelplatten«, welche sich nach den Seiten hin unter den »inneren Muskelplatten« vorschieben oder bereits deren laterale Grenze überschritten haben und so mit beiden primären Keimblättern sich in directer Berührung befinden. Etwas ganz Ähnliches finden wir auch in den Abbildungen von Vejdovsky (1888—92, Taf. 21 Fig. 9, 10; Taf. 32 Fig. 1—3, *Rhynchelmis*). Hier sehe ich außerdem auf einem Schnitte (Taf. 32 Fig. 1 *x*), dass eine von den erwähnten Zellen, welche zum Theil noch vom medianen Rande des Mesodermstreifens bedeckt ist, mit ihrer freien Hälfte in den mittleren, unter dem Darme gelegenen Abschnitt der primären Leibeshöhle vorragt. In den angeführten Fällen lässt es sich nicht a priori entscheiden, ob diese Zellen später der subdermalen oder der Darmmuskelschicht angehören werden; hier ist eben beides möglich. Endlich ist es leicht denkbar, dass gewisse Elemente der äußeren Teloblaststreifen eine vertikale Richtung annehmen und, zwischen die einzelnen Somite eindringend, nachher zu Septenmuskeln werden. Diese Betrachtungen haben jedoch vorläufig bloß die Bedeutung von Vermuthungen, deren Bestätigung oder Zurückweisung von zukünftigen Beobachtungen an Embryonen von Oligochäten und Hirudineen abhängen wird.

Bei den Gnathobdelliden kommt nun noch eine besondere, provisorische Larvenmuskulatur vor, über deren Ursprung uns aber nichts Bestimmtes bekannt ist. Einstweilen lässt sich nur so viel sagen, dass dieselbe nicht von den äußeren Teloblaststreifen herrührt und somit aller Wahrscheinlichkeit nach direct aus dem Ectoderm entsteht. Da jedoch diese Larvenmuskeln mit einem gleichfalls provisorischen, subdermalen Geflechte von nervösen Elementen in Zusammenhang stehen, so werden erneute Untersuchungen uns vielleicht zeigen, dass sich auch hier die beiderlei Zellarten in gemeinsamen, ectodermalen Neuromuskelanlagen bilden.

Das sogenannte Kopfmesoderm.

Über die Mesodermgebilde des Kopfabschnittes der Anneliden giebt es in der Litteratur recht viele Angaben, dass dieselben

durchaus selbständig vom Ectoderm her ihren Ursprung nehmen. Das lässt sich zum Theil aus der sehr verbreiteten Ansicht erklären, dass der Kopf und der Rumpf der Ringelwürmer zwei morphologisch ganz verschiedene Körperabschnitte vorstellen. Eben daher ist es auch begreiflich, wenn der Frage nach der Herkunft des Kopfmesoderms seit jeher eine ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Allein die Gebilde, welche die verschiedenen Autoren unter dieser Benennung zusammenfassten, sind bei Weitem nicht überall dieselben. In den meisten Fällen hat man als Kopfmesoderm die Gesammtheit derjenigen primär muskulösen, theilweise auch bindegewebigen Elemente bezeichnet, welche, dem Integumente der Kopfregion und dem Kopfdarme anliegend, häufig das Vorhandensein einer Somato- und Splanchnopleura in diesem Körperabschnitte vorspiegeln. Dabei haben manche Beobachter, da sie in jüngeren Stadien eine solide Zellansammlung am Stomodäum vorfanden, dieselbe für die Anlage des Kopfmesoderms gehalten und von ihr das vermeintliche, parietale und viscerale Mesodermblatt des Kopfes abgeleitet, indem sie auch hier einen Delaminationsprocess voraussetzten. Im Grunde genommen wird aber diese solide Zellmasse sehr oft wahrscheinlich nichts Anderes gewesen sein, als die im Entstehen begriffene Muskulatur des Pharynx. Was nun die sogenannten Wanderzellen der primären Kopfhöhle anbelangt, so dürften als solche die Elemente des primären Mesenchyms bezeichnet worden sein, aus denen sich nachher die den Kopflappen der ausgebildeten Anneliden reichlich durchkreuzenden Muskelzüge, sowie gewisse Stützvorrichtungen, wie z. B. das »Knorpelgewebe« der Serpuliden, entwickeln. In den wenigsten Fällen jedoch, wo von einem Kopfmesoderm die Rede war, waren das wirkliche Cölothelsomite.

Der erste Hinweis auf einen localen, ectodermalen Ursprung der Kopfmuskulatur ist in der kurzen Bemerkung Semper's (1876) enthalten, dass nämlich bei der Larve von *Nephelis* aus den »Sinnesplatten« des Kopfes außer dem Gehirn noch Muskeln und Bindegewebe hervorgehen sollen. Auch glaubte Semper aus diesen »echten Kopfkeimstreifen« noch andere Kopforgane, besonders solche, die mit dem Schlunde in Verbindung ständen, ableiten zu können und hat damit jedenfalls vor Allem die Schlundmuskulatur gemeint.

Einer derartigen Auffassung trat Bütschli (1877) entgegen. Er stellte die Bildung des Gehirns aus den Semper'schen Kopfkeimstreifen überhaupt in Abrede und sprach seine Bedenken aus, dass diese Gebilde unabhängig von den Keimstreifen des Rumpfes

entständen, die er einfach für gewöhnliche Mesodermstreifen erklärte.

Semper's Ansicht war jedoch die richtigere, wie uns nachträglich die Untersuchungen Bergh's (1885 A, B) gelehrt haben. Seinen Beobachtungen zufolge liefern die paaren »Kopfkeime« der Gnathobdelliden, die sich später median vereinigen, auch noch das definitive Hautepithel des Kopfes und das bleibende Stomodäum. Das erste Entstehen der bezeichneten Anlagen konnte Bergh aber nicht ermitteln, da die frühesten Entwicklungsstadien derselben in Folge der überaus reichlichen Ansammlung provisorischer Muskel- und Nervenelemente unter dem Larvenectoderm und besonders um den Schlund herum sehr schwer zu unterscheiden waren. Ohne auf die Frage einzugehen, ob im Kopfe der Blutegel auch mesoepitheliale Gebilde vorhanden seien, giebt Bergh einfach an, dass sich die Kopfkeime hier in Ecto- und Mesoderm differenziren (1886 A).

Ferner theilte uns Whitman (1887) mit, dass in der Kopfregion von *Clepsine* zwischen den beiden primären Keimblättern eine besondere Zellschicht erscheine, die er für die gemeinsame Anlage der im Kopfe entstehenden Nerven- und Muskelgewebe halte.

Bei typischen Anneliden hatte zuerst Kleinenberg (1878) in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Lumbricus* den localen Ursprung eines Theiles der präoralen Mesodermzellen aus dem Kopfectoderm behauptet, doch hat sich diese Angabe als unrichtig erwiesen.

Sodann sprach Kleinenberg (1881) in dem vorläufigen Berichte über seine Beobachtungen an der Larve von *Lopadorhynchus* eine der Semper'schen Auffassung sehr nahe kommende Ansicht aus, nämlich dass hier die »Kopfkeimstreifen«, die er später Sinnesplatten genannt hat, auch das Mesoderm des Kopfes liefern sollten. Diese Ansicht nahm jedoch Kleinenberg nachher wieder selbst zurück.

Auch Salensky (1887 B) war der Meinung, dass das Kopfmesoderm der Polychäten unabhängig von den Mesodermstreifen angelegt werde, und nahm an, dass es local vom Ectoderm entstehe, obschon er das nicht direct beobachtet hatte. Bezüglich der Selbständigkeit des Kopfmesoderms weist der Autor auf seine Beobachtungen an *Terebella*, *Aricia* und *Psygmobranchus* hin; bei *Nereis* und *Pilolaria* aber, wo er das Mesoderm der Kopf- und Rumpfregion als continuirliches Gebilde vorfand, glaubt Salensky die jüngeren Entwicklungsstadien, bei denen sich die heterogenen Anlagen des

mittleren Keimblattes noch nicht vereinigt hätten, übersehen zu haben. Versucht man nun aus dem Text und den Abbildungen sich eine klare Vorstellung zu machen, was Salensky in jedem Einzelfalle eigentlich vor Augen gehabt haben könnte, wenn er vom Kopfmesoderm redete, so ist das nicht immer möglich.

Wie ich im ersten Capitel der vorliegenden Arbeit gezeigt habe, hat Salensky (1882 A) bei *Psygmobranchus* als Kopfmesoderm diejenigen Elemente des embryonalen Mesenchyms beschrieben, aus denen die primären Muskeln des Vorderdarmes, des ganzen Kopflappens und seiner Anhänge, so wie die Stützgewebe dieses Körperabschnittes hervorgehen. Und eben so wird sich die Sache wahrscheinlich auch bei *Pileolaria* (1883) verhalten, da diese Gattung mit *Psygmobranchus* zu ein und derselben Serpulidengruppe gehört. Auch bei *Nereis* (1882 B), *Terebella* und *Ariicia* (1883) möchte es wohl nicht viel anders sein, allein mit dem Unterschiede, dass da erstens kein sog. Knorpel gebildet wird, und zweitens, dass die Anlagen der Schlundmuskulatur, da die letztere überhaupt eine weit bedeutendere Ausbildung erreicht, schon bei der Larve einen viel größeren Theil des »Kopfmesoderms« ausmachen müssen.

In allen von Salensky behandelten Fällen bleibt es unentschieden, in wie weit und ob überhaupt das erste Somitpaar, das von den Vorderenden der Mesodermstreifen abgegliedert wird, als ein Bestandtheil desjenigen Gebildes aufgefasst werden darf, welches der Autor Kopfmesoderm nannte. Dort aber, wo er von einer Delamination und der Bildung eines parietalen und visceralen Mesodermblattes im Kopfe schon bei jüngeren Larven spricht, konnte meiner Meinung nach noch nichts Derartiges stattgefunden haben, sondern es werden da einfach primäre Muskel- und Bindegewebselemente am äußeren Ectoderm und am Vorderdarme angelagert gewesen sein. Und bei *Branchiobdella* (1887 A) muss der größte Theil des als Kopfmesoderm beschriebenen Embryonalgewebes aus Elementen bestanden haben, die der radiären Schlundmuskulatur den Ursprung geben, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Bezüglich der morphologischen Bedeutung der provisorischen Larvenmuskeln der Anneliden traute sich Salensky (1887 B) kein Urtheil zu, da derzeit über dieselben noch zu wenig bekannt gewesen wäre, und fügt hinzu: »c'est là un point qui malheureusement a été négligé par tous les auteurs contemporains.« Bei denjenigen Arten aber, die er untersucht habe, sagt Salensky, fehlen diese Gebilde ganz. So weit das *Psygmobranchus* und *Terebella*

betrifft, bin ich damit nicht einverstanden; hier habe ich die typischen Trochophoramuskeln selbst gesehen. Außerdem ist aus der Darstellung Salensky's ersichtlich, dass bei *Aricia* wenigstens ein ziemlich allgemein verbreiteter Larvenmuskel vorhanden sein muss. Bei *Aricia* beschreibt nämlich Salensky (1883) eine in der Mitte der Scheitelplatte gelegene Gruppe größerer Zellen, deren proximale Fortsätze die Punktsubstanz der Hirnanlage durchsetzen und, am Kopfmesoderm angelangt, mit je einer Zelle des letzteren in Verbindung treten sollen. Eine ähnliche, primitive Innervirung des Kopfmesoderms habe er auch noch bei anderen Formen, wenngleich nicht so deutlich ausgeprägt, vorgefunden. Das, was Salensky hier gesehen und für einen Nerven gehalten hat, ist offenbar nichts Anderes gewesen, als der unpaare, ventrale Muskel der oberen Hemisphäre, der übrigens bei der Trochophora von *Polygordius* und *Echiurus* schon längst bekannt war. Die vermeintlichen Ausläufer der medianen Zellgruppe aber waren wahrscheinlich die Endfasern des besagten Muskelstranges, welche hier wohl ähnlich, wie bei der *Lopadorhynchus*-Larve, zwischen den Epithelzellen des Scheitelorgans ihre Anheftung am Ectoderm hatten.

Dem Beispiele Salensky's folgend, beschrieb auch v. Drasche (1885) ein selbständiges Kopfmesoderm bei den Larven von *Hermione* und *Phyllodoce*. Auf seinen Schnittbildern von der ersteren Gattung sehen wir jedoch nicht viel mehr als ein Paar Haufen von Kernen, und bei *Phyllodoce*, wo noch vereinzelte Muskelzellen dargestellt sind, hat v. Drasche die paaren Schlundanlagen als Kopfmesoderm gedeutet.

Über *Dinophilus* hat uns Schimkewitsch (1894) bestimmtere Angaben geliefert. Er beobachtete hier die Bildung von Mesenchym im vorderen Körperabschnitt durch directe Auswanderung von Zellen aus dem Ectoderm. Danach ist es sehr wahrscheinlich, dass die Primärmuskeln des Kopfes sich eben aus diesen Mesenchymelementen zusammensetzen.

Endlich sei noch erwähnt, dass verschiedene Forscher, welche die Processe der Regeneration und Knospung bei Anneliden verfolgt haben, sämmtliche Mesodermgebilde der Kopfregion, also auch deren Muskeln, vom Ectoderm hergeleitet haben.

In der ausführlichen Arbeit über die Entwicklung der *Lopadorhynchus*-Larve (1886) stellte Kleinenberg die locale Bildung von Muskelzellen in der oberen Hemisphäre der Trochophora ganz in Abrede. In dieser Beziehung war also die von ihm in seiner vorläufigen Mittheilung (1881) ausgesprochene Vermuthung richtiger.

Wie wir sahen, sind bei *Lopadorhynchus* im Gegentheil sogar sehr viele Stellen im präoralen Körperabschnitt der Larve vorhanden, an denen primäre Myoblasten direct aus dem Ectoderm entstehen, und zwar in den meisten Fällen in offenbarem Zusammenhange mit Sinnes- und Nervenelementen. Als solche Neuromuskelanlagen haben sich alle provisorischen und bleibenden Kopfsinnesorgane während einer gewissen Periode ihrer embryonalen Entwicklung erwiesen. Im Allgemeinen habe ich die Sache ganz eben so bei den Larven der Phyllodociden, Eunieiden und von *Polynoë*, so wie auch *Phyllochaetopterus* vorgefunden, werde hier jedoch auf die Beschreibung der Einzelfälle verzichten, da das eine ganze Abhandlung mit vielen Abbildungen ausmachen würde, theils aber auch desswegen, weil ich in einigen verwickelten Fällen, wo andere Kopfsinnesorgane als bei *Lopadorhynchus* auftreten, und wo deren Entwicklung auch in etwas anderer Weise verläuft, selbst noch nicht ganz ins Klare gekommen bin.

Zur Kategorie der Primärmuskeln rechne ich auch die ganze Muskulatur des Vorderdarmes, von der ein Theil bei *Lopadorhynchus* in benachbarten Neuromuskelanlagen des Larveninteguments ihren Ursprung nimmt. Dasselbe fand ich bei den eben aufgezählten Entwicklungsformen.

Von besonderem Interesse ist nun hier die Radiärmuskulatur des Schlundes sowohl in Folge ihres eigenthümlichen, histologischen Charakters, als auch durch ihre abweichende Entwicklungsweise, wie ich sie bei verschiedenen Polychäten beobachtet habe.

Bei *Lopadorhynchus* und anderen Phyllodociden hatte Kleinenberg (1886) paare, sackförmige Pharyngealanlagen an der oberen Stomodäumwand beschrieben und bei *Lepidonotus* und *Nephthys* ganz eben solche Anlagen des bleibenden Schlundes an der Unterseite des Larvenösophagus constatirt. Da er nun in der Wand dieser Schlundsäcke eine zweite Zellschicht auftreten sah, so glaubte er, dass aus dieser äußeren Zelllage das definitive Pharyngealepithel hervorgehe, während die Innenschicht ihm nur als relativ unbedeutende Reste im ausgebildeten Schlundrohr erhalten zu bleiben schien.

Die Verdoppelung der Schlundsackwände während der Entwicklung hat darauf Häcker bei *Polynoë* (1895), *Nephthys* und einer Eunicidenlarve (1896) beobachtet. Außerdem aber finden wir bei Häcker die Angabe, dass an der Oberfläche der doppelschichtigen Pharyngealanlagen noch eine gewisse Anzahl mesodermaler Zellen

auftrete, und dass Alles zusammen von Peritonealepithel bedeckt werde.

Beide Autoren hoben ferner den Umstand hervor, dass die Elemente der äußeren Zellschicht der Schlundanlagen allmählich eine prismatische Form annehmen.

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen kann ich die Bildung des definitiven Schlundes aus paaren, sackförmigen Anhängen des primären Stomodäums bei *Lopadorhynchus*, *Polynoë*, bei den Phyllodociden und Euniciden, sowie auch bei *Polygordius* bestätigen. Dagegen bin ich mit der Auffassung, dass das bleibende Schlundrohr den Larvenösophagus substituire, nicht einverstanden, denn nach meinen Beobachtungen bleibt das Epithel des letzteren, eben so wie auch das ganze Pharyngealepithel, vollkommen erhalten und erleidet während der Entwicklung des Vorderdarmes keinerlei Unterbrechung. In allen eben genannten Fällen bestehen die Wandungen der paaren Schlundsäcke, welche sich bei den Euniciden, bei *Polynoë* und *Polygordius* nicht an der oberen, sondern an der unteren Seite des Vorderdarmes bilden, abgesehen vom peritonealen Überzuge, schließlich aus drei verschiedenen Schichten. Mit Ausnahme von *Polygordius* geht aus der mittleren Schicht, die dem eigentlichen Pharyngealepithel unmittelbar aufliegt, die Radiärmuskulatur des Schlundes hervor, welche bei den Phyllodociden zu besonders starker Ausbildung gelangt. Aus der dritten, äußersten Zellschicht der Schlundanlagen, und bei *Polygordius*, wo die radiären Schlundmuskeln fehlen, auch aus der mittleren, entwickeln sich die übrigen Muskeln des Pharynx. Was nun den Bildungsmodus der mittleren Wandungsschicht betrifft, so entsteht dieselbe nicht durch Delamination der ursprünglich einschichtigen Schlundsäcke, wie Kleinenberg und Häcker glaubten, sondern setzt sich aus Zellen zusammen, welche an bestimmten Stellen aus dem ectodermalen Epithel der Pharyngealanlagen austreten. Außer bei *Polygordius* habe ich mich davon bei allen aufgezählten Wurmlarven überzeugen können und fand bei der großen Eunicidentrochophora an den betreffenden Stellen sogar sehr deutliche, primäre Sinnesorgane, die hier also typische Neuromuskelanlagen vorstellen.

Die radiäre Muskulatur des Schlundes ist durchaus keine Eigenthümlichkeit gewisser Arten, sondern kommt bei sehr vielen Polychäten vor. Auch ist sie charakteristisch für die meisten Oligochäten und Hirudineen, zeichnet sich hier aber nicht selten dadurch aus, dass ihre Elemente, an der äußeren Oberfläche des Schlundrohrs

beginnend, sich von da aus bis an die Peripherie des Körpers erstrecken und an der Innenseite des Integuments inseriren. Auf diese Weise erscheint dann die Leibeshöhle im hinteren Kopfabschnitte und im Vordertheile des Rumpfes von einer großen Menge radiär ausgespannter Muskelzellen durchsetzt.

Bei den Oligochäten nimmt man im Allgemeinen als Bildungsquelle für die ganze Schlundmuskulatur die dem Vorderdarm des Embryos anliegende Schicht von Mesodermzellen an. Allein bei verschiedenen Autoren finde ich im Texte und in den Abbildungen einige Andeutungen, wonach es nicht unmöglich erscheint, dass auch hier vielleicht ein Theil der radiären Pharyngealmuskeln vom ectodermalen Schlundepithel seinen Ursprung nimmt, während ein anderer Theil vom Hautectoderm oder von den vordersten Elementen der äußeren Teloblaststreifen herrühren dürfte. Wenn sich diese Vermuthung als richtig erweisen sollte, so würde zugleich auch der Umstand seine Erklärung finden, dass im vorliegenden Falle die radiären Muskelzellen entweder vom Schlunde zum Integument hin oder in umgekehrter Richtung ausgestreckt erscheinen, und die Kerne bald im proximalen, bald im distalen Ende dieser Zellen gelegen sind.

In der Arbeit über die Entwicklung von *Lumbricus trapezoides* lesen wir bei Kleinenberg (1878) Folgendes. Wenn das Visceralblatt des Kopfmesoderms (cercine cefalico) sich dem Vorderdarm genähert hat, »allora certe cellule del suo strato più profondo cominciano ad emigrare nell' epitelio ectodermico entroflesso, che tapezza la cavità dell' intestino cefalico, facendosi strada tra le basi delle cellule epiteliali e sollevandole un poco«. Dabei verweist der Verfasser auf seine Abbildungen Fig. 19 *b—d*. Nun können aber die Bilder, welche wir in Fig. 19 *c—d* erblicken, eben so gut im umgekehrten Sinne gedeutet werden, nämlich so, dass die bezeichneten Zellen nicht in das Schlundepithel eindringen, sondern aus demselben heraustreten. In Fig. 19 *b* und 21 *b* ist außerdem die äußere Grenze dieses Epithels vollkommen glatt, und man sieht da zwischen den großen, hellen Zellen kleinere, dunkle Elemente, die sich gleichsam zum Austreten vorbereiten. Ferner scheint mir der Umstand verdächtig, dass die in allen übrigen Somiten dünne und einschichtige Splanchnopleura hier mehrschichtig dargestellt ist. Auch das giebt einige Veranlassung zu vermuthen, dass die proximalen, dem Stomodäum zunächst gelegenen Zellen, die ebenfalls zum Visceralblatt gerechnet werden, sich demselben bloß äußerlich angeschlossen haben möchten.

Auch Wilson (1889) beschreibt etwas Ähnliches bei *L. terrestris* und *communis*. Seiner Darstellung nach soll das Stomodäalepithel, welches anfangs nur aus einer Lage vacuolisirter Wimperzellen besteht, nachher mehrschichtig werden. Es umgeben dann kleinere Elemente die unregelmäßige Schicht der größeren Wimperzellen, welche »are often dovetailed in with the smaller cells, but sometimes lie flat on their outer ends«. Später sollen die großen Zellen verschwinden, indem das bleibende Vorderdarmepithel sich ausschließlich aus cylindrischen Zellen zusammensetze, die aus den kleinen Elementen der Außenschicht hervorgegangen seien. In den bezüglichen Abbildungen (Taf. 21 Fig. 79—81), welche Sagittalschnitte von drei auf einander folgenden Stadien vorstellen, sieht man nun in der Kopfhöhle eine allmähliche Zunahme der Mesodermzellen an der vorderen, oberen Wand des Vorderdarmes gerade an derjenigen Stelle, wo sich im Epithel desselben die Anhäufung der erwähnten, kleinen Elemente befindet. Diese intimen Lagebeziehungen der entstehenden Myoblasten für die zukünftige Schlundmuskulatur zu der kleinzelligen Masse des Stomodäalepithels dürften vielleicht keine zufälligen sein, sondern auf einen genetischen Zusammenhang beider Gebilde hinweisen.

Die Differenzirungsvorgänge, welche sich bei *Branchiobdella* im sogenannten Kopfmesoderm abspielen, hat Salensky (1887 A) in folgender Weise geschildert. Im vorderen Theile der Kopfregion delaminire das Mesoderm überhaupt nicht, dagegen soll im hinteren Theile dieses Körperabschnittes, wo das Vorderende des Bauchmarks gelegen sei, ziemlich spät ein Paar unbedeutender Höhlen auftreten, die nachher wieder ganz verschwinden. Hier strecken sich nämlich die Mesodermzellen in radiärer Richtung und spannen sich zwischen der Haut und dem Vorderdarm derartig aus, dass sie mit ihrem verdickten, den Kern enthaltenden Ende entweder an das äußere Ectoderm oder das Stomodäalepithel zu liegen kommen. In dieser Vertheilung von Plasma und Kern in den Mesodermzellen erblickt Salensky eine eigenartige Modification der typischen Spaltung des Mesoderms, indem er sagt: »La délamination du feuillet mésodermique a probablement lieu aussi dans la région céphalique, avec cette seule différence, toutefois, que les deux lames résultant de cette délamination sont reliées entre elles par des prolongements protoplasmiques cellulaires.« Diese Auffassung ist absolut unrichtig; sie entstand offenbar in Folge des Bestrebens, zu beweisen, dass auch bei *Branchiobdella* eben solch eine secundäre Leibeshöhle in

einem besonderen Kopfmesoderm gebildet werde, wie sie der Autor bei den übrigen Anneliden annahm. Es bedarf jedoch bloß eines Blickes auf die betreffende Abbildung (Fig. 70), um sich sofort davon zu überzeugen, dass SALENSKY im vorliegenden Falle nichts Anderes als die sich bildende Radiärmuskulatur des Pharynx beschrieben hat, und dass von einer Delamination des Mesoderms, die eine Cölombildung zur Folge haben möchte, gar nicht die Rede sein kann.

Bei dieser Gelegenheit muss noch erwähnt werden, dass SALENSKY bei *Branchiobdella* das Epithel des Vorderdarmes vom Entoderm herleitete. Damit würde der ectodermale Ursprung der radiären Schlundmuskulatur selbst dann ausgeschlossen sein, wenn sich dieselbe nachweislich vom Pharyngealepithel aus entwickeln sollte. Allein die Richtigkeit dieser Beobachtung SALENSKY's erscheint überhaupt sehr fraglich. Wenn wir die Abbildungen betrachten, welche die entodermale Herkunft des Vorderdarmes beweisen sollen, so ergiebt es sich auf den ersten Blick, dass die entsprechenden Schnitte keine genau sagittale Richtung besaßen. Daher konnten dieselben auch nicht mit der Achse der ectodermalen Einstülpung oder vielleicht soliden Einwucherung der Stomodäalanlage zusammenfallen und werden eben desswegen diejenige Stelle, an welcher diese Anlage in das Ectoderm continuirlich überging, nicht in einer für die Beobachtung günstigen Weise getroffen haben. Aus demselben Grunde wird auch SALENSKY, wie er selbst sagt, die Bildung der Mundöffnung nicht zu Gesicht bekommen haben. Aber ganz abgesehen davon, dass die Angabe SALENSKY's mit der weitaus überwiegenden Mehrzahl der einschlägigen Beobachtungen nicht nur an Ringelwürmern, sondern überhaupt an Wirbellosen nicht vereinbar ist, liegt noch ein wichtiger Umstand vor, der in diesem Falle hätte Bedenken erregen müssen. Es ist das die auf einem zahnförmigen Vorsprunge der dorsalen Pharyngealwand auftretende, kräftige Schlundbewaffnung. So weit mir bekannt ist, sind dem Entoderm ganz allgemein bedeutendere Cuticulargebilde fremd. SALENSKY hatte übrigens auch für die Polychäten eine verschiedengradige Betheiligung des Entoderms am Aufbau des Vorderdarmes behauptet, wobei seine Angaben mit einander in derartige Widersprüche geriethen, dass ein und dasselbe Organ bei verschiedenen Arten der genannten Thiergruppe nicht mehr als homolog erschien, und dass er es selbst schließlich aufgeben musste, eine Erklärung für diese merkwürdige Thatsache ausfindig zu machen (1887 B).

Eine Abstammung des Schlundes vom Entoderm haben außerdem

Nusbaum (1886) und Whitman (1887) bei *Clepsine* beschrieben. Eine solche Angabe Nusbaum's darf uns nicht wundern, da er überhaupt seine Freude darüber nicht verhehlte, die von Salensky an *Branchiobdella* gemachten Beobachtungen sofort an *Clepsine* bestätigen zu können. Dagegen frappirt es einen, bei Whitman zu lesen, dass »the proboscis — the homologue of the muscular pharynx of the Gnathobdellidae — is lined with cells of entodermal origin«, wo wir doch wissen, dass dieser Darmabschnitt bei den Kieferegeln nachgewiesenermaßen vom Ectoderm abstammt.

Die radiären Schlundmuskeln der Gnathobdellidenlarven waren schon den ersten Beobachtern dieser Entwicklungsformen bekannt. Dieselben entstehen hier schon sehr früh, zugleich mit dem Schlunde, offenbar zum Zwecke des Eiweißschluckens. Nach Bergh (1885 A, B) sind nun beides provisorische Larvenorgane, welche nachher vom definitiven Pharyngealepithel und einer neuen Schlundmuskulatur in folgender Weise verdrängt und ersetzt werden. Aus dem Mesoderm der Kopf- und Rumpfkeime sprießen an verschiedenen Stellen Zellen hervor, welche die Gewebe des provisorischen Schlundes durchwachsen; wenn dann die Einstülpung des secundären Stomodäums erfolgt, so nimmt sie einen Theil des peripheren Mesoderms der genannten Anlagen mit sich nach innen, der sich dann seinerseits auch an der Herstellung der bleibenden Muskulatur des Pharynx betheiligt.

Hier ist nun das Verhalten der provisorischen Radiärmuskulatur des Schlundes bei *Aulastoma* und *Hirudo* noch dadurch von Interesse, dass es mit den bei vielen Polychäten vorkommenden Verhältnissen eine große Ähnlichkeit aufweist, indem nämlich die bezeichneten Muskeln nicht bis an die äußere Körperwand reichen. Sie sind da gegen die primäre Leibeshöhle von einer besonderen Zellschicht bekleidet, welche Bergh als äußeres Schlundepithel bezeichnet hat. Bei *Nephelis* fehlt diese epithelioide Deckschicht, und die Radiärmuskeln des Larvenschlundes sind mit ihren peripheren Enden direct am primären Hautectoderm angeheftet. Dafür findet man aber bei dieser Art ein besonderes Gebilde, die sogenannte Schlundplatte, vor, die von Rathke (1862) und Bütschli (1877) für einen Theil oder für die ganze Anlage des Gehirns gehalten wurde. Nach Bergh entsteht diese schon früh verschwindende Platte durch Abspaltung vom Epithel des larvalen Schlundes; sie könnte vielleicht als rudimentäre Anlage eines äußeren Pharyngealepithels gedeutet werden.

Nach der Darstellung von Bürger (1891) soll die definitive

Schlundmuskulatur bei *Nephelis* in derselben Weise wie die provisorische entstehen. Von der Wand des secundären Pharynx wachsen Zellen gegen die inneren Schichten des Keimstreifens, besonders gegen den Kopfkeim, und umgekehrt von den letzteren zur ersteren, eben so »wie auch zuerst vielleicht vom Ectoderm an den primitiven Schlund hinan«, wobei sie dieselben radiären Richtungen einschlagen.

Aus einer Zusammenstellung der Beobachtungen Bergh's und Bürger's geht hervor, dass ein Theil der bleibenden Schlundmuskeln jedenfalls ectodermalen Ursprungs sein muss, da die ganzen Kopfkeime und somit auch deren mesodermale Elemente vom Ectoderm herrühren. Und was diejenigen Muskelzellen anbelangt, welche hier im Rumpfabschnitte von der Peripherie nach innen vorwachsen, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass dieselben von den äußeren Teloblaststreifen, nicht aber von den eigentlichen Mesodermstreifen abzuleiten sind, wonach sie in letzter Instanz ebenfalls als Producte des Ectoderms aufzufassen wären. In wie weit aber und ob überhaupt das provisorische und das definitive Pharyngealepithel an der Bildung der radiären Schlundmuskulatur bei den Hirudineen Antheil nehmen, darüber werden uns zukünftige Untersuchungen Aufschluss zu bringen haben.

Der Ursprung des Cölothels oder secundären Mesoderms.

Auch hier finden wir wiederum in der Litteratur drei verschiedene Ansichten vertreten, indem die einen derjenigen Forscher, welche die Entwicklung von Anneliden untersucht haben, die Mesodermstreifen, also die Anlagen des Cölothels oder secundären Mesoderms, vom Entoderm, die anderen sie vom Ectoderm, noch andere endlich sie direct von den Blastomeren ableiten, somit von keinem der beiden primären Keimblätter herstammen lassen.

Die nächste Veranlassung dazu, einen entodermalen Ursprung des Mesoderms für die wirbellosen Thiere und dem entsprechend für die Herkunft der Mesodermstreifen bei den Ringelwürmern zu vermuthen, war natürlich ursprünglich in der allgemein angenommenen Auffassung gegeben, dass das sogenannte mittlere Keimblatt bei den Wirbelthieren ein Abkömmling des unteren Keimblattes sei. Daher wurden denn auch die sogenannten Urmesoblasten, welche das secundäre Mesoderm produciren, als in das Blastocöl eingewanderte Entodermzellen aufgefasst. Diese Ansicht erschien um so mehr

gerechtfertigt, als die besagten Zellen, die bei ihrem ersten Auftreten gewöhnlich an der Grenze zwischen Ecto- und Entoderm liegen, in Folge ihrer Dimensionen den Elementen des unteren Keimblattes viel ähnlicher sind als den meist bedeutend kleineren Ectodermzellen. Es schien dafür ferner der Umstand zu sprechen, dass die Polzellen der Mesodermstreifen von den großen, unteren Furchungskugeln des Eies oder den Makromeren abgeschieden werden, aus denen ja auch nach Abtrennung einer gewissen Anzahl von ectodermalen Mikromeren sich das Entoderm des Embryos bildet.

So glaubte Kowalevsky (1871), dass die beiden großen Endzellen der Mesodermstreifen bei *Lumbricus rubellus* im Gastrulastadium aus dem Entoderm emigriren. Das war jedoch offenbar mehr Vermuthung als directe Beobachtung. Im jüngsten von Kowalevsky abgebildeten Stadium sind die Urmesoblasten bereits in einigem Abstande oberhalb des hinteren Urmundrandes gelegen und vom Ectoderm vollständig bedeckt, während die neueren Untersuchungen gezeigt haben, dass sich diese Zellen hier bei ihrem ersten Erscheinen an der Oberfläche des Embryos und genau auf der Grenze zwischen den Mikro- und Makromeren befinden. Bei *L. agricola* hatte Kowalevsky die Mesodermbildung nicht beobachtet. Bei *Rhynchelmis* (*Euaxes*) aber fand er, dass die Urmesoblasten sich von der vierten resp. hinteren Makromere abgliedern, und betrachtete als Mesoderm, abgesehen von den Derivaten dieser beiden Zellen, auch noch diejenigen Elemente, die sofort nach Abschnürung der Mikromeren von den drei vorderen Makromeren durch Theilung hervorgebracht werden. Er erklärte diesen Fall als Übergangsform zwischen ento- und ectodermaler Mesodermbildung. Worin hier der Fehler lag, hat uns später Vejdovsky (1890) gezeigt, indem er klar stellte, dass die zweite Gruppe von Zellen, die Kowalevsky irrthümlich ebenfalls für Mesoderm hielt, die ersten, von den Makromeren gebildeten Entodermelemente waren.

Darauf bestätigte Hatschek (1877) auf Grund eigener Beobachtungen an *Lumbricus* die Entwicklung der Mesodermstreifen aus zwei Urmesoblasten, die er dann auch bei *Polygordius*, *Criodrilus* (1878), *Echiurus* (1880), *Eupomatus* und noch einer anderen verwandten Serpulidenform (1885 B) nachwies. Das erste Auftreten der bezeichneten Polzellen beobachtete er jedoch bloß bei *Criodrilus* und *Eupomatus*, wobei sich im Grunde genommen nicht viel mehr ergab, als dass die Urmesoblasten von den Makromeren abstammen und anfangs auf der Grenze zwischen den beiden primären Keimblättern

gelegen sind. Von theoretischen Betrachtungen geleitet, deutete Hatschek diese Befunde zu Gunsten eines entodermalen Ursprungs des Mesoderms der Anneliden und vertrat diese Auffassung sowohl in seinem Lehrbuch der Zoologie (1888—1891), als auch in dem auf der dritten Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gehaltenen Vortrage (1894).

Sodann constatirte Repiachoff (1881) das Erscheinen eines Paares von Urmesodermzellen im Blastocöl der Gastrula bei *Protodrilus* (*Polygordius*), so wie auch bei *Saccocirrus*, hier jedoch bereits vor der Gastrulation, und sprach dabei ebenfalls die Vermuthung aus, dass dieselben vom unteren Keimblatte abstammen. Ferner finden wir bei Metschnikoff (1882) in der Abbildung einer jungen Larve der erstgenannten Art außer einigen zerstreuten Elementen des primären Mesenchyms links, unterhalb des Entoderms und hinter dem Stomodäum, eine compactere Zellmasse dargestellt, die ihrer Lage nach einem der beiden Mesodermstreifen durchaus entspricht. Wie schon oben erwähnt, schloss sich Metschnikoff der Meinung Repiachoff's an, obgleich auch er die Bildung des Mesoderms nicht wirklich beobachtet hatte. Dem Beispiel Beider folgte dann auch Fraipont (1887).

Goette (1882) gab für *Nereis* einen entodermalen Ursprung der beiden Endzellen der Mesodermstreifen an, da sie von einer medianen Zelle entständen, die sich von der hinteren Makromere abgliedere. Eine ähnliche, unpaare Zelle beschrieb er auch bei *Spirorbis*, die jedoch, wie Salensky (1883) und Wilson (1890) gezeigt haben, mit dem Mesoderm überhaupt nichts gemein hat.

Bezüglich *Myzostoma* theilte uns Beard (1884) mit, dass die Urmesoblasten zugleich mit vier Entodermzellen aus den beiden ersten »hypoblast cells« hervorgehen, wie er diejenigen Elemente bezeichnete, welche durch Theilung der hinteren, größten Furchungskugel des vierzelligen Embryos entstehen.

In seinen Arbeiten über die Entwicklung der Polychäten brachte v. Drasche nicht eine einzige Thatsache, die für die Aufklärung der uns beschäftigenden Frage von Nutzen wäre. Von *Pomatoceros* (1884) behauptete er, dass es ihm in Folge der Undurchsichtigkeit des Objectes nicht gelungen sei, die Mesodermbildung zu verfolgen. Die beiden Zellen aber, welche v. Drasche in seiner Abbildung der Blastula von *Sabellaria* als Urmesoblasten bezeichnet (1885, Taf. 2 Fig. 1 *mm*), scheinen mir einfach nichts weiter, als seitliche Elemente des zukünftigen Entoderms zu sein.

Bei *Thalassema* erwähnt Conn (1886) wohl das Vorhandensein der Mesodermstreifen zu beiden Seiten des Proctodäums der Larve, hat aber die Polzellen derselben nicht beschrieben und sich auch nur vermuthungsweise für die entodermale Abstammung der ersteren ausgesprochen.

Von denjenigen Forschern, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Hirudineen beschäftigt haben, erschien Bütschli (1877) die Möglichkeit zulässig, dass das Mesoderm bei *Nephelis* vom unteren Keimblatte gebildet werde. Eben so verhielt sich Whitmann (1878) zu dieser Frage in seiner ersten embryologischen Arbeit über *Clepsine*, wo er bereits sehr ausführlich die gemeinsame Herkunft der Urmesoblasten und der äußeren Teloblasten von der vierten, hinteren Makromere geschildert hat.

Endlich gehören hierher noch die Autoren, welche bei ihren Objecten die Urmesoblasten nicht gesehen und die ganze innere Zellmasse des Embryos als ein sich nachträglich in das mittlere und untere Keimblatt differenzirendes Mesoentoderm aufgefasst haben.

In dieser Weise stellte sich Giard (1876) die Mesodermbildung bei *Salmacina* vor und behauptete, dass aus der allgemeinen Entodermmasse eine gewisse Anzahl plastischer Elemente heraustrete, die sich um die Mitteldarmanlage herum zu einer »membrane mésodermique enveloppante« zusammenfügen.

Ferner trat Salensky (1887 A), trotzdem er vorher selbst bei allen von ihm untersuchten Polychäten auf der Ableitung des Mesoderms vom Ectoderm bestand, mit der Angabe hervor, dass bei *Branchiobdella* ein Mesoentoderm vorhanden sei. Nach seiner Darstellung soll sich hier in der epibolischen Gastrula von den Makromeren eine große Anzahl von Zellen abtrennen, welche die Segmentationshöhle ausfüllen und die gemeinsame Anlage des mittleren und unteren Keimblattes vorstellen. Nach Abscheidung dieses Mesoentoderms hätten die Makromeren dann bloß noch die Bedeutung einfacher Entodermzellen. Die ganze innere Zellmasse soll sehr lange durchaus compact bleiben und sich erst spät in Ento- und Mesoderm spalten, wobei das letztere auf einmal fast in der ganzen Länge des Embryos als ein Paar mehrschichtiger Zellstreifen in Erscheinung trete, die ventral durch eine besondere, unpaare Achsenplatte unter einander verbunden seien. Letzteres Gebilde lasse im Verlauf der weiteren Entwicklung von *Branchiobdella* keine besondere Bedeutung erkennen.

Indem Salensky hier die Mesodermstreifen schon von Anfang an als median unter der Mitteldarmanlage vereinigt beschreibt, giebt er uns einen guten Anhaltspunkt dafür, wie wir uns eigentlich sein vermeintliches Mesoentoderm zu erklären haben. Bei allen Ringelwürmern, die Hirudineen nicht ausgeschlossen, zu denen Salensky ungehöriger Weise auch *Branchiobdella* rechnet, sind die Mesodermstreifen anfangs weder längs der ventralen Medianlinie vereinigt, noch sind sie mehrschichtig; außerdem erscheinen dieselben, dem allgemeinen Wachsthumsmodus des Rumpfabschnittes entsprechend, überall zuerst im Bereiche des hinteren Körperendes und wachsen erst allmählich nach vorn hin in die Länge. Zu der Annahme, dass dieser allgemein verbreitete Vorgang bei *Branchiobdella* in durchaus abweichender Weise verlaufen sollte, haben wir meiner Ansicht nach absolut keinen Grund, und daher glaube ich denn, dass Salensky, wie nach ihm auch Roule (1889), die Schwierigkeiten, welche das Untersuchungsobject der Beobachtung entgegenstellte, einfach nicht zu bewältigen vermocht hat. Die Ursache, warum beide Forscher, wie sie auch selbst sagen, bei jüngeren Embryonen in der nach innen vom Ectoderm gelegenen Zellmasse keine weiteren Abgrenzungen von Schichten unterscheiden konnten, lag offenbar darin, dass die betreffenden Elemente alle mit glänzenden Dotterkörnchen überfüllt waren, die sich thatsächlich als »un sérieux obstacle à l'observation« (Salensky) erweisen. Es ist mir aus eigener Erfahrung hinlänglich bekannt, was es heißt, mit einem derartig ungünstigen Untersuchungsobjecte zu thun zu haben: ohne Anwendung eines durch seinen Brechungsindex geeigneten Aufhellungsmittels treten eben in Folge des starken Glanzes der besagten Körnchen weder die Grenzen der einzelnen Zellen, noch selbst die Umrisse größerer, vielzelliger Gebilde mit wünschenswerther Deutlichkeit zu Tage, und daher werden natürlich die verschiedensten Beobachtungsfehler ermöglicht.

Außerdem aber enthält die genannte Abhandlung so viele Widersprüche mit den übrigen Beobachtungen über Annelidenentwicklung, dass es ganz gerechtfertigt erscheint, wenn die Untersuchungen Salensky's an *Branchiobdella* von verschiedener Seite in ihrer Richtigkeit angezweifelt worden sind, so z. B. von Whitman (1887), Bergh (1890 C) und Korschelt (1890).

So bemerkte schon Whitman, dass die Eifurchung und die Bildung der Keimblätter bei *Branchiobdella* »are too imperfectly worked out to admit of a close comparison with *Clepsine*«. Stellt

man jedoch die bezüglichen Angaben, die an verschiedenen Stellen der Abhandlung Salensky's zerstreut sind, zusammen und versucht aus den einschlägigen Abbildungen eine einigermaßen klare Vorstellung von der Sache zu gewinnen, was im gegebenen Falle keine ganz leichte und nicht sehr dankbare Aufgabe ist, so lassen sich immerhin gewisse Andeutungen finden, dass die Bildung der Mesodermstreifen bei *Branchiobdella* wahrscheinlich in ähnlicher Weise verläuft, wie bei anderen Oligochäten und bei den Hirudineen.

Man kann Whitman nur beistimmen, wenn er behauptet, dass die ersten Zellen des »Mesoentoderms«, die sich bei *Branchiobdella* von den Makromeren abtrennen, nichts Anderes seien als einfache Entodermelemente. Auch bin ich mit Whitman und Bergh einverstanden, dass Salensky Teloblasten und Teloblaststreifen, so wie zum Theil auch den Ursprung der ersteren von der hinteren Makromere wohl beobachtet habe, über deren Bedeutung für die weitere Entwicklung des Embryos aber nicht ins Klare gekommen sei, und endlich, dass unter diesen Teloblasten sich auch ein Paar Urmesoblasten befunden haben müssen. Ferner scheint es mir, dass Salensky die Mesodermstreifen ebenfalls schon in einem jüngeren Stadium gesehen haben möchte, als er es angiebt. Beispielsweise will ich hier nur auf die Fig. 49 hinweisen, wo nach Salensky's Darstellung eine von jenen Zellreihen des »Mesoentoderms« zu sehen sei, die sich vom hinteren Ende des Embryos nach vorn hinziehen sollen. Da nun dieser Längsschnitt kein medianer, sondern ein seitlicher ist, so sehe ich nicht ein, warum das bezeichnete Gebilde kein wirklicher Mesodermstreif sein sollte, womit dessen Lage, wenigstens wie sie hier im Bilde wiedergegeben ist, sehr gut übereinstimmen würde. Der Autor will das jedoch nur desswegen nicht wahr haben, weil er auf entsprechenden Querschnitten die Grenze zwischen Ento- und Mesoderm nicht habe erkennen können. In Hinblick auf das oben Gesagte möchte der letztere Umstand wohl kaum die Bedeutung eines wirklichen Gegenbeweises haben, und das um so weniger, als die abgebildeten Querschnitte, welche hier in Betracht kommen könnten (Fig. 43, 44, 45 B, 48, 53), nicht genau transversal, sondern alle schräg zur Längsachse des Embryos gerichtet sind und somit die Abschätzung der gegenseitigen Beziehungen der diversen, inneren Körpertheile noch mehr erschweren.

An dieser ganzen Verwirrung ist, wie mir scheint, bis zu einem gewissen Grade die Phagocytella Metschnikoff's (1886) Schuld gewesen, welche bei Goette (1886) und Salensky (1886) bekanntlich

zu einer »Genitogastrula« wurde. Und da nun diese Hypothese den gemeinsamen Ursprung von Ento- und Mesoderm aus einer ursprünglich einheitlichen, inneren Zellmasse so gut und einfach zu erklären schien, so mag es Salensky für überflüssig gehalten haben, bei *Branchiobdella* nach einem anderen Bildungsmodus für das mittlere Keimblatt zu suchen. Dabei stellte sich aber ein bedeutender Widerspruch mit den früheren Angaben Salensky's über die Mesodermbildung bei anderen Anneliden heraus, und so nahm Salensky 1887 C) zu folgender Erklärung seine Zuflucht. Als nämlich die erwähnte »Genitogastrula« in ihrer Phylogenese so weit an Größe zugenommen hatte, dass die Bewimperung des »Kinetoblasts« oder Ectoderms zur Ortsveränderung nicht mehr ausreichte, verwandelten sich gewisse Zellen des »Phagogenitoblasts«, resp. der inneren Zellmasse in Muskeln und gaben so dem mittleren Keimblatt den Ursprung. Da aber der »Phagogenitoblast« selbst vom äußeren Keimblatte abstammte, so war es einerlei, ob die Muskelzellen aus diesem Mesoentoderm entstanden oder nachträglich direct aus dem »Kinetoblast« immigrirten. Auf diese Weise glaubte Salensky den sonderbaren Umstand aufklären zu können, dass das Mesoderm bald vom Entoderm, bald vom Ectoderm seinen Ursprung nehme. Wollte man diese Erklärung wirklich gelten lassen, so wäre die bedenkliche Schlussfolgerung nicht zu umgehen, dass Vertreter ein und derselben Thiergruppe, nämlich der Anneliden, zu denen *Branchiobdella* einerseits und die Polychäten andererseits jedenfalls doch gehören, als Vorfahren zwei ganz verschiedene »Genitogastrulae« gehabt haben müssen.

Ein fanatischer Vertheidiger der Mesoentodermlehre ist Roule. Bei *Dasychone* fand er (1887), dass die Anzahl der ersten Mesodermzellen, die sich vom Entoderm ablösen sollen, immer größer als zwei sei, wesshalb die centrale Zellmasse des Embryos »correspond ainsi à un mésoendoblaste«. Und bei *Enchytraeoides* wäre seiner Darstellung nach (1889) bereits eine compacte Planula vorhanden, in welcher alle drei Keimblätter durch Delamination im Bereiche des ganzen Embryonalkörpers auf einmal entstehen sollen. Ferner kommt Roule zu dem Schlusse, dass in allen denjenigen Fällen, wo keine Urmesoblasten beobachtet worden seien, die Annelidenlarven gleichfalls die morphologische Bedeutung einer Planula mit centralem Mesoentoderm hätten, und behauptet endlich gar, dass dieser Entwicklungstypus bei den meisten Ringelwürmern vorherrschend sei. Dieselbe Ansicht führt er denn auch in seinen übrigen Arbeiten und

in seinem Lehrbuche der vergleichenden Embryologie durch. Wenn Roule hierbei auf Widersprüche in der Litteratur stößt, so erklärt er sich dieselben ganz einfach in folgender Weise: »Quant aux assertions contradictoires de Kowalevsky et Kleinenberg, de Goette et Salensky, je ne puis me les expliquer que par l'insuffisance des procédés techniques usités au moment où ces embryogénistes effectuaient leurs travaux«, und fügt hinzu: »il est probable que de nouvelles recherches comparatives, semblables à celles que j'ai essayé de faire sur deux types, aboutiraient à des conclusions fort différentes de celles émises par les auteurs précités.« Letzteres will ich gern glauben, wenn diese Untersuchungen eben so ausgeführt würden, wie diejenigen Roule's, doch kommt es mir zugleich vor, als würde die Wissenschaft nicht eben viel verlieren, wenn solche Arbeiten überhaupt nicht weiter erschienen; sein Lehrbuch aber ist für Studirende geradezu schädlich.

In einer vorläufigen Mittheilung Wilson's über den Ursprung der Mesodermstreifen bei Anneliden (1890) finden wir auch eine Anmerkung, der zufolge Randolph bei *Spirorbis* die Entstehung dieser Gebilde durch Abspaltung von einer centralen Mesoentodermmasse beobachtet habe. Doch seien diese Beobachtungen noch nicht zu Ende geführt, und könnte die Untersuchung jüngerer Stadien möglicher Weise ein ganz anderes Resultat liefern. In der nachher erschienenen ausführlichen Arbeit Wilson's (1892) ist denn auch von einem Mesoentoderm bei *Spirorbis* nicht mehr die Rede.

Endlich hatte noch Bülow (1883) behauptet, dass im nachwachsenden Schwanzende von *Lumbriculus* das Mesoderm aus dem Entoderm entstehe; doch ist diese Behauptung bereits von Kleinenberg (1886) in das richtige Licht gestellt worden.

Weiter finden wir in der Litteratur die sehr verbreitete Ansicht, dass die Mesodermstreifen der Anneliden ectodermalen Ursprungs seien.

Solcher Ansicht waren recht viele der ersten Forscher, die sich mit der Entwicklung der Ringelwürmer beschäftigt haben. Das hing mit der damals herrschenden Auffassung zusammen, dass auch bei den Embryonen und Larven der Anneliden zunächst ein ähnlicher Keimstreif wie bei den Arthropoden auftrete, aus welchem sich dann das Integument, das Nervensystem und die Muskeln des Körpers bilden. Hier wären Rathke (1862), Leuckart (1863), Claparède & Mecznikoff (1869), Metschnikoff (1871) und Semper (1876) zu nennen.

Kowalevsky (1871), welcher im Allgemeinen diese Ansicht nicht

theilte, gab jedoch zu, dass in gewissen Fällen das Mesoderm auch aus dem äußeren Keimblatt hervorgehen könne, wie das aus seiner Bemerkung hervorgeht, dass der Bildungsmodus des Mesoderms bei *Rhynchelmis* (*Euaxes*) eine Übergangsform zwischen dessen Entstehung aus dem Ectoderm oder aus dem Entoderm vorstelle.

Kleinenberg (1878) war nun der Erste, der mit der bestimmten Behauptung auftrat, dass die Urmesoblasten von *Lumbricus* ectodermaler Herkunft seien, und dieser Meinung schloss sich nachher Buczinsky (1881) an, obgleich er sich nicht so entschieden aussprach wie Kleinenberg. Und dennoch hatten beide Forscher die Urmesoblasten eigentlich nicht bei ihrem ersten Erscheinen gesehen.

Auch Stossich (1878) sprach die Vermuthung aus, dass die Mesodermstreifen der *Serpula*-Larve, die er als »hintere Muskelmassen« bezeichnete, vom Ectoderm aus entständen.

Eine ganz eigenthümliche, ectodermale Entstehung des Mesoderms hat Spengel (1879) bei *Bonellia* beschrieben. Seiner Beobachtung nach sollte hier nämlich das Ectoderm am ganzen Urmundrande in Gestalt einer ringförmigen Anlage nach innen hineinwachsen; er fand aber schon selbst eine solche Bildungsweise des mittleren Keimblattes »etwas ungewöhnlich«.

Darauf veröffentlichte Kleinenberg (1881) seine vorläufige Mittheilung über die Entwicklung von *Lopadorhynchus*, wo er die Entstehung des definitiven Mesoderms durch Quertheilung der Zellen des Ectoderms, d. h. also durch Delamination des äußeren Keimblattes, erklärte, und hiernach erschienen die embryologischen Arbeiten Salensky's über eine Reihe von Polychäten.

Salensky (1882) beobachtete zunächst bei *Spio*, dass sich die hintere der vier ersten Blastomeren in zwei ungleich große Zellen theilte, wovon die größere, wahrscheinlich eine Entodermblastomere, längere Zeit in unverändertem Zustande verharrte, die kleinere dagegen vermuthlich die Bedeutung eines ersten Mesoblasten hätte. Bei *Psygmobranchus* fand er dann (1882 A) zwei am hinteren Urmundrande gelegene Urmesoblasten, deren Herkunft ihm unbekannt blieb. Die Angaben Goette's über *Nereis* kritisirend, behauptete Salensky (1882 A), dass die beiden von Ersterem für Urmesoblasten gehaltenen Zellen Ectodermzellen gewesen seien. Später dagegen (1882 B) beschrieb er selbst bei *Nereis* nicht nur dieses Zellenpaar, sondern auch noch die unpaare Blastomere, aus deren Theilung dasselbe hervorgehe, und zwar in derselben Weise, wie das Goette dargestellt hatte. Am Schlusse der epibolischen Gastrulation

bemerkte Salensky eine symmetrische Verdickung der Urmundränder, die zwei ectodermale Längswülste bildete, und an den Hinterenden der letzteren wiederum das besagte, große Zellenpaar. Da nun nachher nach innen von diesen Prostomialwülsten die Mesodermstreifen gelegen seien, so zog Salensky daraus den Schluss, dass dieselben aus den ersteren durch Delamination entstanden sein müssten. Dennoch giebt er hier noch die Möglichkeit zu, dass ihm die ersten Phasen der Mesodermbildung entgangen sein könnten. An einer anderen Stelle lesen wir dann noch, dass bei der Larve von *Nereis* die beiden Mesodermstreifen am Hinterende zusammenhängen und dort in das Ectoderm continuirlich übergehen sollen. Bezüglich *Aricia* und *Pileolaria* aber behauptet Salensky (1883) schon ganz bestimmt, dass sich die Mesodermstreifen von den ectodermalen Seitenrändern des Blastopors abspalten und hinten ebenfalls anastomosiren. Für *Pileolaria* hebt er dabei noch besonders hervor, dass das Mesoderm »n'apparait pas seulement dans la région postérieure du corps embryonnaire pour s'étendre de là vers la partie antérieure, mais se montre à la fois dans toute la région somatique future«.

Was *Terebella* (*Polymnia*) anbelangt, so wird für diese Art überhaupt bloß das Auftreten von Mesodermstreifen verzeichnet (1883); deren Ursprung aber und die Urmesoblasten wurden hier nicht beobachtet. Seine entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen an Anneliden zusammenfassend (1887 B) kommt Salensky endlich zum Schlusse, dass die Mesodermstreifen zunächst als Ectodermverdickungen in die Erscheinung traten und sich erst nachträglich von diesen der Länge nach abspalten. Bezüglich der Urmesoblasten aber schließt er sich der Ansicht Kleinenberg's und derjenigen Forscher an, die in diesen Zellen lange nicht so bedeutungsvolle Gebilde erblicken, wie von Vielen angenommen worden sei. Merkwürdiger Weise erwähnt Salensky dabei seine eigenen, doch kurz vorher veröffentlichten Beobachtungen über die Mesodermbildung bei *Branchiobdella* (1887 A), wo ein Mesoentoderm vorhanden sein sollte, mit keinem Worte.

Salensky war der Meinung, dass man die Mesodermstreifen der Anneliden nur dann als Derivate der Urmesoblasten auffassen dürfe, wenn es bewiesen würde, dass sie durch Theilung der letzteren gebildet würden. Heut zu Tage ist das nun eine allgemein anerkannte Thatsache. Doch sehen wir zu, was für Beweisgründe Salensky für seine so bestimmt aufgestellte Behauptung hatte, dass sich die Mesodermstreifen auf einer mehr oder minder

bedeutenden Strecke von den verdickten Blastoporrändern, resp. von den ectodermalen Bauchwülsten der Rumpfregion abspalten sollten.

Der Umstand, dass die Mesodermstreifen den besagten Ectodermverdickungen innen aufliegen, beweist an und für sich natürlich noch gar nichts. Salensky spricht aber (1882 B) von einer Quertheilung der Elemente innerhalb der letzteren bei *Nereis* und verweist dabei auf zweikernige Zustände einiger Zellen (z. B. Fig. 14 *N.A*). Da fragt sich's nun: kann das genügen? Und zwar um so mehr, als die betreffenden Zellgrenzen auch durch die Einwirkung der Reagentien undeutlich geworden sein konnten. Dasselbe gilt auch von *Pileolaria* (1883, Fig. 4 *Pil*), wo wir in einer Abbildung am Hinterende des Embryos eine Zelle mit zwei Kernen erblicken. Hier haben wir jedoch noch die directe Bemerkung des Autors zu berücksichtigen, dass in Folge der glänzenden Dotterkörnchen »les limites des cellules sont à peine marquées«. Und bei *Aricia* hatte Salensky offenbar gerade auf denjenigen Schnitten (Fig. 5 *Ar*, 5 *Ar.A*, 5 *Ar.B*), welche die Bildung der Mesodermstreifen aus dem Ectoderm illustriren sollen, das Vorderende des Embryos für dessen Hinterende genommen. Abgesehen davon, dass bei ganz jungen Embryonen und Larven überhaupt die Ectodermzellen am apicalen Pole stets viel kleiner sind als in der hinteren Region der unteren Hemisphäre, so brauchen wir bloß die Fig. 5 *Ar* und 6 *Ar* zu vergleichen, um uns sofort davon zu überzeugen, dass die in der ersten Abbildung mit *Ms*, in der zweiten dagegen mit *Pls* bezeichneten Stellen einander entsprechen und in beiden Fällen die Anlage der Scheitelplatte, nicht aber der Mesodermstreifen vorstellen. Die scheinbare Mehrschichtigkeit des Ectoderms an den bezeichneten Stellen der Fig. 5 *Ar.A* und *B* hingegen dürfte sich in der Weise erklären lassen, dass die Schnitte hier nicht senkrecht zur Oberfläche gerichtet waren, sondern die Seitentheile des Embryos tangential getroffen hatten. Ich habe Schnitte von entsprechenden Entwicklungsstadien von *Polymnia* und finde dieselben im Allgemeinen den Schnittbildern Salensky's von *Aricia* so sehr ähnlich, dass ich nicht umhin kann, daraus auf einen fast identischen Verlauf auch der jüngeren Entwicklungsvorgänge bei beiden Arten zu schließen. *Polymnia* aber besitzt ein Paar typischer Urmesoblasten. Endlich erscheint die Behauptung Salensky's, dass bei *Nereis*, *Pileolaria* und *Aricia* die beiden Mesodermstreifen hinten mit einander zusammenhängen, und dass sie fast in der ganzen Länge der Rumpfregion auf einmal auftreten

sollen, im höchsten Grade verdächtig. Besonders das Letztere widerspricht allzusehr dem für die Ringelwürmer ganz allgemein charakteristischen Entwicklungsmodus des Rumpfes. Und so möchte ich sagen: Salensky hatte in allen denjenigen Fällen, wo er eine directe Abspaltung der Mesodermstreifen vom Ectoderm beschreibt, deren erste Anlagen entweder gar nicht gesehen oder nicht als solche erkannt.

Zu Gunsten einer ectodermalen Herkunft des Mesoderms überhaupt und im Speciellen der Mesodermstreifen hat sich Bergh verschiedentlich ausgesprochen. Die Beobachtungen Whitman's und seine eigenen über die Entwicklung der Hirudineen mit denjenigen Kleinenberg's und Salensky's vergleichend, folgerte Bergh, dass bei den Ringelwürmern nicht Mesoderm und Entoderm zusammengehören, wie es die Hertwig'sche Theorie fordere, sondern Mesoderm und Ectoderm einen Gegensatz zum Entoderm bilden. Dabei wies er vor Allem auf die Kopf- und Rumpfkeime der Blutegelembryonen hin. Nachdem er sich selbst von der Richtigkeit der Angaben Whitman's (1878) über die Furchungsvorgänge im Ei von *Clepsine* überzeugt hatte, stellte Bergh den Satz auf, dass alle teloblastischen Zellreihen, sowohl die äußeren als auch die inneren, aus welchen sich die Rumpfkeime der Hirudineen zusammensetzen, morphologisch ein einheitliches Gebilde vorstellen, und führte dafür unter Anderem den Beweisgrund an, dass alle zehn Teloblasten von der vierten resp. hinteren Makromere ihren Ursprung nehmen (1885 A, B, C, 1886 A).

Als nun die ausführliche Arbeit Kleinenberg's (1886) erschien, wo er den unmittelbaren Zusammenhang der Mesodermstreifen mit dem Ectoderm am hinteren Rumpfende der Larve von *Lopadorhynchus*, den Phyllodociden und Alciopiden constatirte und die Bauchplatten als gemeinsame Anlagen der bleibenden Mesodermgebilde und des Rumpfabschnittes des Annelidennervensystems bezeichnete, schloss sich Bergh (1886 B) dieser Ansicht, welche die seinige durchaus bestätige, vollkommen an. Auf Grund dessen, dass bei Vertretern ein und derselben Thiergruppe gleiche Gebilde nicht verschiedener Herkunft sein könnten, schloss Bergh weiter: »Die Urmesodermzellen sind frühzeitige Differenzirungen des Ectoderms und stellen partielle oder totale Anlagen der Muskelplatten und der von diesen abstammenden Gebilde dar.« Denselben Gedanken führte er dann auch in seinen späteren Arbeiten (1890 A, C; 1891), wo er zugleich eine sorgfältige Zusammenstellung und kritische Beleuchtung der einschlägigen Litteraturangaben lieferte, durch.

Auch Whitman (1887), nachdem er seine Untersuchungen an *Clepsine* durch erneute Beobachtungen vervollständigt hatte, und Wilson (1887, 1889), welcher die äußeren Teloblastreihen bei *Lumbricus* entdeckte, schlossen sich der Meinung an, dass alle Teloblasten, die beiden Urmesoblasten nicht ausgenommen, »a common ectodermic basis« hätten, wie sich der Erstere von ihnen ausdrückte.

Eben so suchte Vejdovsky (1890) zu beweisen, dass die Endzellen der Mesodermstreifen als Derivate des äußeren Keimblattes aufgefasst werden müssten, da sie bei *Rhynchelmis* mit den ectodermalen »Mesomeren« von ein und derselben Makromere erzeugt würden. Über die Bedeutung dieser »Mesomeren«, aus denen allem Anscheine nach die äußeren Teloblasten hervorgehen, war jedoch Vejdovsky im Irrthum, indem er glaubte, dass sie zur Bildung gewöhnlicher Ectodermelemente aufgebraucht würden. Bei *Lumbricus* beobachtete er sodann die Herkunft der Urmesoblasten aus einer medianen Zelle, die im Gastrulastadium am Urmundrande lag, und sprach die Vermuthung aus, dass diese unpaare Zelle durch Größenzunahme aus einer einfachen Ectodermzelle entstanden sei. Hier stellte Vejdovsky das Vorhandensein der von Wilson beschriebenen, äußeren Teloblasten in Abrede, wie vordem ähnlich auch Bergh (1888) bezüglich der Richtigkeit dieser Beobachtung seine Zweifel ausgesprochen hatte; doch mussten sich nachträglich beide Autoren (Bergh 1890 C, Vejdovsky 1892) davon überzeugen, dass Wilson vollkommen Recht hatte.

Den gemeinsamen Ursprung der ectodermalen und mesodermalen Somatoblasten aus einer und derselben Makromere constatirten bei verschiedenen Arten von *Nereis* fast gleichzeitig und unabhängig von einander Wilson (1890) und v. Wistinghausen (1891). Beide Forscher stellten es klar, dass bei den genannten Arten auf sehr junger Entwicklungsstufe ein Paar echter Urmesoblasten auftreten, die zum Ectoderm in sehr enger Beziehung stehen, und dass diese Zellen nachher in die Tiefe rücken, sich theilen und auf diese Weise zwei Gruppen kleinerer Elemente an den Hinterenden der Mesodermstreifen liefern. Dabei werden hier vorübergehend zwei Paar größerer Endzellen producirt, die, median zusammenstoßend, eine continuirliche Querreihe herstellen. Diese Anordnung derselben wäre es wahrscheinlich gewesen, welche Salensky zur Behauptung Veranlassung gegeben hätten, dass bei *Nereis* die Mesodermstreifen hinten zusammenhängen. Alle diese Befunde hat später Wilson (1892) noch ausführlicher dargestellt.

In seiner vorläufigen Mittheilung (1890) vertrat Wilson auch noch die Ansicht, dass die Urmesoblasten aus dem Ectoderm entstehen. Allein schon hier führte Wilson den Nachweis, dass die Beziehungen der Mesodermstreifen zu den Bauchplatten, speciell zu den Anlagen des Bauchmarks keineswegs so intim seien, dass sie zusammen als einheitliche Gebilde aufgefasst werden dürften, wie das Kleinenberg und Bergh behaupteten. Er führte dabei auch meine Beobachtungen an *Lopadorhynchus* (1890 A) an, dass nämlich das secundäre Mesoderm, also die »Muskelplatten« Kleinenberg's, und das Bauchmark aus vollkommen selbständigen, wenngleich sehr dicht an einander liegenden und am hinteren Ende der Bauchplatten im Ectoderm eingebetteten Anlagen entstehen. Und einen weiteren Beweis für die Selbständigkeit dieser zweierlei Anlagen erblickte Wilson mit Recht in dem Umstande, dass bei der Larve von *Nereis* die Ebenen, in denen sich die Mesodermstreifen und das in Bildung begriffene Bauchmark befinden, sich anfangs im rechten Winkel schneiden und erst nachträglich parallel zu einander zu liegen kommen. Diese eigenthümliche Erscheinung erklärte er dann durch die Annahme, dass »the mesoblast axis and the neural axis do not shift at the same time« (1892).

In Hinblick auf die oben erwähnten Befunde bei *Nereis* kam Wilson (1890) zum Schluss, dass bei denjenigen Annelidenlarven, bei welchen bisher noch keine Urmesoblasten entdeckt wären, wie z. B. bei *Lopadorhynchus*, beim amerikanischen *Polygordius* etc., solche in jüngeren Entwicklungsstadien wahrscheinlich dennoch vorhanden seien.

Einen ähnlichen Abschluss der hinteren Mesodermstreifenenden durch ein Paar in das Ectodermepithel des Larvenintegu ments eingesenkter Zellgruppen hat Häcker (1895) bei *Polynoë* beschrieben.

Ich selbst fand solche Beziehungen der Mesodermstreifen zum Ectoderm der Trochophora außer bei *Lopadorhynchus* noch bei der großen Phyllodocidenlarve. Bei *Polynoë* dagegen und bei der kleineren Eunicidenlarve war bloß in älteren Stadien die Abgrenzung der terminalen Zellgruppen der Mesodermstreifen vom Integument undeutlich, während ich hier auf jüngeren Entwicklungsstufen zum Theil in das Ectoderm eingesenkte Urmesoblasten erkennen konnte, obgleich dieselben nicht immer ganz klar hervortraten. Ein Paar recht großer Urmesoblasten sah ich bei der großen Eunicidenlarve, bei *Polygnia*, *Psygmobranchus* und *Polygordius*. Und in Bezug auf *Lopadorhynchus*, sowie die übrigen Phyllodociden will ich mich gern

der Meinung Wilson's anschließen, dass auch bei diesen Arten die charakteristischen Polzellen der Mesodermstreifen wahrscheinlich vorkommen, jedoch in jüngeren Stadien, als diejenigen waren, welche Kleinenberg und mir zu Gebote standen. Hier rücken die Urmesoblasten vermuthlich nicht in die Tiefe, sondern bleiben an der Oberfläche, vermehren sich da in situ durch Theilung und bilden offenbar so jene beiden Zellgruppen, die in eine Ebene mit den benachbarten Ectodermelementen zu liegen kommen und das secundäre Mesoderm produciren.

Der Vollständigkeit wegen sei an dieser Stelle erwähnt, dass Semper (1876) bei proliferirenden Naideen die Bildung der neu entstehenden Mesodermplatten aus dem Ectoderm beobachtet hatte, während Emery (1886) und Randolph (1891) behaupteten, dass bei der Regeneration die Wiederherstellung der betreffenden Theile von den bei der Verletzung intact gebliebenen, alten Mesodermgebilden ausgehen müsse. Dagegen haben die neueren Untersuchungen von Häpke (1896, 1897) und Michel (1896 A, B) die Semper'schen Beobachtungen in der Hinsicht bestätigt, dass bei der Regeneration am Amputationsrande aus dem Ectoderm ein indifferentes Narbengewebe entstehe, welches alle Neubildungen und unter ihnen auch die den embryonalen Mesodermstreifen entsprechenden Gewebsplatten liefere.

In meiner Abhandlung über den Ursprung der Anneliden (1890 A) hatte ich auf Grund allgemeinerer Betrachtungen die Idee Kleinenberg's (1886), dass die Urgeschlechtszellen bei den Vorfahren der Cölenteraten bereits vor der Sonderung von Ecto- und Entoderm differenzirt gewesen sein müssen, auf das secundäre Mesoderm angewandt und die Meinung ausgesprochen, dass die Anlagen des letzteren eigentlich keinem von den beiden primären Keimblättern wirklich angehörten, sondern nur eine Zeit lang am Anfang der ontogenetischen Entwicklung der Metazoen zwischen die Elemente des einen oder des anderen Blattes eingeschaltet seien. Und daher wäre »wenigstens für das cölomatische Mesoderm der Streit, ob es vom Ectoderm oder Entoderm herrührt, ganz und gar überflüssig«.

Zu einem ähnlichen Resultate gelangte auch Wilson (1892). Indem er die Gastrula von *Nereis* bloß der Convenienz halber als aus einem inneren und äußeren Keimblatte bestehend darstellt, sagt Wilson Folgendes über den Ursprung des Mesoderms: »The origin of the mesoblast in *Nereis* is ectoblastic (because it forms a part of

the »outer layer«), or entoblastic (because it arises from one of the four entomeres), or neither (because it forms the lip of the »blastopore«), according to the reader's preference.«

In der angeführten Arbeit theilt uns Wilson ferner mit, dass die Urmesoblasten in ganz ähnlicher Weise wie bei *Nereis* auch bei *Polymnia nebulosa*, *Spio fulginosus* und *Aricia foetida* entstehen, also bei den nämlichen Arten, welche Salensky untersucht hat, und dasselbe giebt Mead (1894) für *Amphitrite* an. Die Bildung der Urmesoblasten fand Wilson bei *Hydroides* so, wie dieselbe Hatschek (1885 B) für *Eupomatus* beschrieben hatte. Da aber hier alle bei der Eifurchung entstehenden Blastomeren fast von gleicher Größe sind, so erwies es sich als unmöglich, die Herkunft der Urmesoblasten genau festzustellen.

Die Angaben Wilson's über *Polymnia* kann ich fast vollkommen auf Grund eigener Zeichnungen, die ich schon vor langer Zeit angefertigt hatte, bestätigen.

Endlich finden wir noch in der Arbeit von Schimkewitsch (1894) über *Dinophilus* ganz deutliche Hinweise darauf, dass auch hier die Endzellen der Mesodermstreifen wahrscheinlich gemeinsam mit den ectodermalen Somatoblasten aus ein und derselben Makromere hervorgehen.

Aus der vorhergehenden Zusammenstellung der betreffenden Litteraturangaben ist ersichtlich, dass die sogenannten Urmesoblasten, welche die Mesodermstreifen produciren, für die Annelidenentwicklung charakteristisch sind. Dabei muss man zugeben, dass in allen denjenigen Fällen, wo die bezeichneten Zellen nicht aufgefunden sind, die Entwicklung des secundären Mesoderms nicht bis zu ihren ersten Anfängen zurück verfolgt worden ist, und wir somit nicht das Recht haben, die Polzellen desselben dort gänzlich in Abrede zu stellen.

Ferner haben wir gesehen, dass die Urmesoblasten, wo überhaupt ihr erstes Auftreten beobachtet wurde, von der vierten oder hinteren Makromere ihren Ursprung nehmen, und zwar zunächst in Form einer unpaaren Zelle, welche sich in zwei symmetrische Hälften theilt. So lange man nun die Makromeren durchweg als Entoderm betrachtete, hatte die Lehre von dem entodermalen Ursprunge des secundären Mesoderms der Anneliden ihre Berechtigung. Nachdem aber festgestellt worden war, dass dieselbe Makromere außerdem auch noch Ectodermelemente liefert und in gewissen Fällen, wie z. B. bei den Blutegeln, nach Abgabe der Urmesoblasten ganz in

der Bildung ectodermaler Teloblasten aufgeht, ohne auch nur eine einzige Entodermzelle zu produciren, musste diese Lehre aufgegeben werden.

Darauf wurde die Ansicht vorherrschend, dass die Urmesoblasten der Anneliden Producte des äußeren Keimblattes seien, und die älteste Auffassung, dass nämlich das bleibende Nervensystem und die Mesodermgebilde des Rumpfes der Ringelwürmer zusammen aus einem bilateral symmetrischen Keimstreifen hervorgehen, trat wieder in ihre Rechte. Die Wiederherstellung dieser Lehre, die mit der bekannten Neuromuskeltheorie Kleinenberg's im besten Einklange zu stehen schien, wurde vor Allem durch diejenigen Forscher angebahnt, welche die Bildung des secundären Mesoderms auf dem Wege der Delamination aus ectodermalen Bauchplatten bei gewissen Annelidenlarven beschrieben.

Die Nachuntersuchung ergab nun aber, dass diese Angaben auf unzulängliche Beobachtungen begründet waren, und dass die Mesodermstreifen und das Bauchmark, aus selbständigen Anlagen sich entwickelnd, bei ihrem Entstehen durchaus nicht zusammen eine Art von Neuromuskelanlagen vorstellen, wie das einige Autoren behaupteten. In Kraft blieb demnach bloß die Thatsache, dass die Teloblasten beider Gebilde bloß einen gemeinsamen Ursprung aus ein und derselben Urzelle und somit aus derselben Makromere haben. Allein dieser Vorgang gehört bereits in das Gebiet der ersten Erscheinungen der Eifurchung, die in ihrer morphologischen Bedeutung noch lange nicht so weit aufgeklärt sind, als dass sie mit Aussicht auf Erfolg bei allgemeineren, phylogenetischen Betrachtungen angewandt werden könnten.

Sind wir nun aber wenigstens zur Behauptung berechtigt, dass die Urmesoblasten der Ringelwürmer wirklich Derivate des Ectoderms seien? Ich denke nicht. Der Umstand, dass die erwähnte gemeinsame Urzelle außer dem secundären Mesoderm auch die äußeren, d. h. ectodermalen Teloblasten liefert, ist an und für sich noch nicht hinreichend, um dieselbe als dem äußeren Keimblatte angehörig zu betrachten. Meiner Meinung nach ist das bloß eine Furchungszelle und weiter nichts. Was für eine Bedeutung jedoch demjenigen Theile derselben zukomme, welcher nach Absonderung der äußeren Teloblasten, sowie noch einiger anderen Ectodermzellen übrig bleibt und die Urmesoblasten liefert, darüber lässt sich streiten. Derselben Ansicht ist Wilson (1892) und, wie es scheint, jetzt auch Bergh (1895).

Indem ich hier die bereits früher (1890 A) dargelegten, weit allgemeineren theoretischen Betrachtungen mit berücksichtige, komme ich zu folgendem Schlusse. Die Teloblasten der Mesodermstreifen, also des secundären Mesoderms oder Cölothels der Anneliden, nehmen ihren Ursprung nicht von den primären Keimblättern, sondern unmittelbar von den Blastomeren. Dazu wäre noch hinzuzufügen, dass dieselben bei diesen Thieren eine deutlich ausgesprochene Neigung, sich den Derivaten des Ectoderms möglichst eng anzuschließen, beurkunden.

Und der Vergleich der ontogenetischen Entstehung der verschiedenen Bestandtheile des sogenannten Mesoderms lehrt uns weiter, dass es kein einheitliches mittleres Keimblatt giebt. Nach der Ursprungsweise und den Producten der weiteren Differenzirung sind in der Entwicklung der Anneliden zwei genetisch verschiedene Kategorien von Mesodermgebilden zu unterscheiden, nämlich das collective, embryonale Mesenchym und das Cölothel.

Die Leibeshöhlenfrage.

Indem wir die Lehre von der Einheit des sogenannten mittleren Keimblattes zurückweisen und durch Annahme der zwei bezeichneten Kategorien von embryonalen Geweben, eines mit dem Charakter des Mesenchyms und eines epithelialen, ersetzen, entscheiden wir zugleich auch die Frage, ob in der Ontogenese der Anneliden zwei principiell verschiedene Leibeshöhlen, nämlich eine primäre und eine secundäre, auftreten, im positiven Sinne.

Die primäre Leibeshöhle.

Der Begriff der primären Leibeshöhle wurde bekanntlich zuerst von Claus (1874) aufgestellt. Wir verstehen darunter den Hohlraum, welcher zwischen Ecto- und Entoderm auftritt; er ist mit der Furchungshöhle oder dem Blastocöl identisch. Dabei ist es vollkommen unwesentlich, dass in einigen Fällen diese Höhle in Folge der dichten Aneinanderlagerung der beiden primären Keimblätter zeitweilig ganz verschwindet. Indem die letzteren nachher wieder aus einander weichen, bleiben die Wandungen des Hohlraums eben dieselben, und folglich hat auch die Höhle selbst die gleiche morphologische Bedeutung wie vorher.

Bei der endgültigen Ausbildung des Annelidenkörpers wird nun die primäre Leibeshöhle von den verschiedenen Mesodermgebilden fast vollständig ausgefüllt und bleibt dann nur noch in Gestalt relativ unbedeutender, lacunärer Bluträume oder Canäle übrig, die anfangs keine eigenen Wandungen haben. Zuerst hat Bütschli (1883) auf diesen genetischen Zusammenhang zwischen der primären Leibeshöhle, also dem directen Abkömmlinge des Blastocöls, und denjenigen Hohlräumen hingewiesen, in welchen die Blutflüssigkeit circulirt. Das Blutgefäßsystem oder Lacunoma, nach der Terminologie Haeckel's (1896), erhält seine eigenen Wandungen, wo solche vorhanden sind, vom Mesenchym, dessen Elemente sich secundär epithelartig zusammenfügen; wo hingegen das primäre Mesoderm eine Reduction erfährt, dort erhält es dieselben von Seiten des Cöloms oder theilweise sogar von Seiten des Darmes. Allerdings wird gelegentlich, wie z. B. bei den Hirudineen, zwischen den beiden primären Keimblättern und dem Cölothel eine gallertige, von Mesenchymelementen durchsetzte Substanz ausgeschieden, in der sich durch locale Verflüssigung die Hohlräume der Gefäße bilden. Jedoch hat es vom morphologischen Gesichtspunkte aus gewiss keine große Bedeutung, ob diese von den benachbarten Epithelien erzeugte Füllsubstanz von etwas dichterer oder mehr flüssiger Beschaffenheit ist. In anderen Fällen entsteht das Gefäßlumen durch nachträgliches Auseinanderweichen von Cölothellamellen, die eine gewisse Zeit lang fest an einander gelegt waren. Endlich ist auch noch die Bildung von Gefäßen aus soliden Anlagen beschrieben worden. Allein, wie schon oben aus einander gesetzt wurde, ist hier wahrscheinlich die Lichtung der sich bildenden Gefäße durch junge Blutzellen verstopft, die gleichzeitig und gemeinsam mit den Gefäßwandungen entstehen. Derartige Processe erscheinen mir daher einfach als unwesentliche Modifikationen des ursprünglichen Bildungsmodus der Hohlräume des Gefäßsystems direct aus der primären Leibeshöhle.

Die secundäre Leibeshöhle oder das Cölom.

Eine ganz andere morphologische Bedeutung kommt der definitiven oder secundären Leibeshöhle der Anneliden zu. Sie entsteht als eine Neubildung in den soliden Somiten des secundären Mesoderms und besitzt ihre besonderen, mesoepithelialen Wände. Diese Auffassung theilen die meisten Zoologen der Gegenwart, und gegen dieselbe haben sich nur diejenigen Autoren ausgesprochen, die

überhaupt einen principiellen Gegensatz zwischen Mesenchym und Mesoepithel nicht anerkennen wollten. Das waren hauptsächlich Goette, Kleinenberg, Bergh, Roule und Wilson.

Goette (1884) hatte seine Ansichten mehr auf schematische Constructionen als auf thatsächliche, embryologische Befunde begründet, und eben so Roule (1889 etc.), welcher um jeden Preis die Verwandtschaft der Ringelwürmer mit den Mollusken und damit zugleich die Zugehörigkeit dieser beiden Thiergruppen zu seinen »Trochozoaires« beweisen wollte. Roule scheint eben gar nicht geahnt zu haben, dass er dabei in durchaus überflüssiger Weise gegen die Hertwig'schen Begriffe von Mesenchym und Mesoblast zu Felde zog und ganz unnütz das Perikard der Mollusken zu einem einfachen Lacunenraume zu degradiren bestrebt war, da er auch ohne derartige Gewaltthaten sich seinem Ziele hätte nähern können, allerdings jedoch nur unter der Bedingung etwas gediegenerer Kenntnisse in der Morphologie der von ihm verglichenen Thiere.

Kleinenberg (1886) stellte den principiellen Unterschied zwischen primärer und secundärer Leibeshöhle in Abrede auf Grund seiner Beobachtung, dass sich bei einigen Anneliden keine typische Delamination in den Mesodermsomiten vollziehe, indem die Splanchnopleura durch Zusammentreten von Zellen entstehe, die sich einzeln von den »Muskelplatten« ablösen. Seiner Auffassung schloss sich nachher auch Bergh (1886 B) an. Doch haben wir im Obigen gesehen, dass sich die betreffenden Beobachtungen Kleinenberg's nicht bestätigten.

Zu einer ähnlichen Ansicht gelangte ferner Wilson (1889). Der Grund, warum er den Gegensatz zwischen Mesenchym und Mesoepithel nicht anerkannte, lag für ihn unter Anderem darin, dass, wie er vorgab, auch bei *Lumbricus* die definitive, epitheliale Auskleidung der Kopfhöhle sich aus Elementen des »migratory mesoblast« zusammensetze, während dasselbe Gebilde in den Rumpfsegmenten durch Delamination der Somite zu Stande käme. Hiermit berührt er aber die Frage nach der morphologischen Bedeutung der bleibenden Kopfhöhle der Anneliden, in Bezug auf welche die Meinungen der Autoren auch wieder recht verschieden sind. Dieselbe verdient besonders besprochen zu werden.

Die definitive Kopfhöhle.

Die angeführte Anschauung Wilson's über das Entstehen der mesodermalen Auskleidung der Kopfhöhle stammt eigentlich von den

ersten Beobachtungen Hatschek's über die Entwicklung der Anneliden (1878, 1880) her. Letzterer hatte nun die Bildung des Peritoneums in der Kopfregion nicht direct gesehen, sondern vielmehr nur auf Grund von Vermuthungen behauptet, dass die Splanchnopleura vom Rumpfabschnitte aus nach vorn vorwachse, und ihre Fortsetzung den Vorderdarm umhülle, während Wanderzellen, die sich von den Vorderenden der Mesodermstreifen oder vom vordersten Paare der Rumpfsomite ablösen, sich innen an das Integument des Kopfes anlehnen und hier dessen Somatopleura herstellen sollen. Weniger bestimmt lauten die späteren Angaben Hatschek's (1885) über diesen Punkt. Auf das Fehlen der Darmmesenterien in der Kopfhöhle hinweisend, suchten beide Autoren die Ansicht aufrecht zu erhalten, dass diese Höhle von vorn herein unpaar sein müsste. Zu solch einem Schlusse war jedoch jeder theoretisch auf einem anderen Wege gelangt.

Nach der Theorie Hatschek's, dass die Ringelwürmer von einem den heutigen Rotatorien nahe verwandten Trochozoon abstammen sollen, entspricht der Annelidenkopf fast dem ganzen Räderthierkörper, während der segmentirte Rumpf als eine Neubildung aufgefasst wird. In Folge dessen erschienen Hatschek die Höhle des Kopfes und die Höhlen des Rumpfes, die erstere als eine primäre, die letzteren als secundäre, schon a priori als durchaus verschiedene, morphologische Gebilde. Zugleich musste er sich denn auch die Kopfhöhle, ähnlich dem Hohlraume zwischen Integument und Darmcanal bei Rotatorien, natürlich als einheitliche, nicht in zwei symmetrische Hälften getheilte Höhle vorstellen.

Wilson (1889) dagegen, als Anhänger der Theorie Sedgwick's (1884), wonach die segmentirten Bilaterien von Thieren mit radiärem Körperbau abzuleiten wären, suchte bei den Embryonen der Anneliden nach der vorderen, medianen Kammer des cölenterischen Apparates der Actinien und verglich mit derselben die cölomatische Kopfhöhle der Ringelwürmer, die seiner Meinung nach unpaar sein und nur je einer der in jedem Körpersegmente paarweise auftretenden Rumpfhöhlen entsprechen sollte.

Allein die Ansicht von Hatschek und Wilson über den Bildungsmodus der definitiven Kopfhöhle der Anneliden wurde durch die Untersuchungen anderer Forscher nicht bestätigt. Und dasselbe muss von den Beobachtungen Salensky's gesagt werden, denen zufolge diese Höhle in einem besonderen, bald paaren, bald unpaaren Kopfmesoderm entstehen sollte. Was nun diese Auffassung betrifft,

so haben wir dieselbe schon bei der Besprechung der Litteraturangaben über die Bildung des primären Mesoderms der Ringelwürmer recensirt. Aus allen übrigen Untersuchungen geht nun hervor, dass bei den Anneliden kein besonderes, cölomatisches Kopfmesoderm existirt.

Bei den Oligochäten ist das vollkommen klar. Schon Kowalevsky (1871) constatirte, dass bei *Rhynchelmis* (*Euaxes*) die Mesodermstreifen so lange nach vorn vorwachsen, bis sie in der Kopfregion median zusammenstoßen, und gab außerdem an, dass sich hier zwischen ihren Vorderenden das Stomodäum einstülpe. Indem er es offenbar für überflüssig hielt, noch besonders darauf zurückzukommen, dass der Process der Cölombildung im Kopfe kein anderer sei als im Rumpfe, theilte uns Kowalevsky einfach mit, dass die Delamination in den paaren Somiten am vorderen Körperende beginne. Ganz ähnliche Angaben finden wir ferner bei Kleinenberg (1878, Buczinsky (1881) und Vejdovsky (1888—92). Unter ihnen nahm Kleinenberg nur in so fern eine Sonderstellung ein, als er glaubte, dass das Mesoderm noch einen Zuschuss von Zellen in situ vom äußeren Keimblatte her erhalte.

Besondere Beachtung verdient dabei folgender Umstand. Wenn wir die Abbildungen in den bezeichneten Arbeiten genauer betrachten und die betreffenden Stellen des Textes zusammenstellen, so können wir uns davon überzeugen, erstens, dass die definitive Kopfhöhle im Moment ihres Entstehens paar ist, und zweitens, dass diese beiden Delaminationsspalten anfangs nur auf dem Niveau des Mundes oder sogar hinter demselben auftreten, von wo aus dieselben sich erst nachträglich in die präorale Region hinein ausdehnen. Daraus schließe ich, dass bei Oligochäten die secundäre Leibeshöhle des Kopfes eine Fortsetzung der beiden Cölomhöhlen des vordersten Rumpfsomitpaares ist, dessen endgültige Ausbildung hier im Allgemeinen viel früher vor sich geht als bei den Polychäten.

Zwar sagte Kleinenberg: »la scissione del mesoderma appare anzitutto nella nota cefalica, che cioè il zonite cefalico è il primogenito«. Allein an einer anderen Stelle hob er Semper gegenüber besonders hervor »che nel *Lumbricus trapezoides* non si trova mai un accenno speciale per l'anello preorale, ma che il cercine cefalico... deriva semplicemente dalla riunione delle note germinative sul dorso.« Ferner theilte er uns mit, dass das vorderste Paar von Delaminationsspalten in den seitlichen, d. h. hinteren Ausläufern der vorderen, hufeisenförmigen Mesodermmasse auftrete. Endlich sehen wir noch

auf Fig. 21a und b, welche Horizontalschnitte eines Regenwurmembryos vorstellen, dass diese Spalträume (*cc*) nach vorn hin nicht über das Niveau der centralen Lichtung des querdurchschnittenen Vorderdarmes hinausreichen.

Auch Buczinsky behauptete, dass die Kopfhöhle des Embryos von *Lumbricus terrestris* von der Leibeshöhle des ganzen übrigen Körperabschnittes nicht wesentlich verschieden sei. Und dieselbe Ansicht vertrat Vejdovsky in Bezug auf die beiden Kopfsomite, die sich bei *Rhynchelmis* und den Lumbriciden von den verdickten Vorderenden der Mesodermstreifen abgliedern sollen. Die Angaben Wilson's über die Unpaarheit der definitiven Kopfhöhle bei den Lumbriciden zurückweisend, sagte Vejdovsky ausdrücklich, dass das erste Paar Mesodermsomite bei seinem Entstehen hinter der Mundöffnung gelegen sei und nur allmählich dieselbe umwachse.

Bei den Hirudineen ist die Entwicklung des Kopfcöloms noch nicht durch directe Beobachtung aufgeklärt, so dass wir noch keine positive Kenntnis davon haben, was für eine Rolle den aus den sogenannten Kopfkeimen hervorgehenden Mesodermgebilden dabei zukommt. Oben habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass dieselben zur Bildung der zahlreichen primären Muskelzüge der Kopfregion und zum Theil der Schlundmuskulatur aufgebraucht werden dürften. Dieser außerordentliche Reichthum an Muskeln, die sich im Blutegelkopfe in den verschiedensten Richtungen kreuzen, bildet eben, wie mir scheint, die Hauptschwierigkeit, die sich dem Versuche, das endgültige Schicksal der vorderen Wände des ersten Cölomsackpaares genau zu verfolgen, entgegenstellt. Die directe Beobachtung, wie die bezeichneten Peritoneallamellen sich im Kopfabschnitte durch das dichte Gewirr von Muskelzügen, dieselben einhüllend, durchwinden, wird natürlich kaum möglich sein. Dennoch glaube ich, dass ein solcher Vorgang hier stattfinden muss, und schließe das aus der unstreitbaren Ähnlichkeit, welche ganz allgemein in der Ontogenese der Hirudineen und Oligochäten zu Tage tritt.

Was die übrigen Anneliden anbelangt, so habe ich bereits erwähnt, dass Fraipont (1887) sich auf richtigem Wege zur Lösung der Frage nach dem Ursprung der definitiven Kopfhöhle von *Polygordius* befand, wo er den Anfang des Vorwachsens des vorderen Somitpaares in die präorale Körperregion beobachtet hatte. Da es ihm jedoch nicht gelungen war, die *Polygordius*-Larven bis zur Vollendung der Metamorphose am Leben zu erhalten, so blieb ihm die eigentliche Bedeutung dieses Vorganges verschlossen.

In meiner Studie über die Körperform der Serpuliden und Hermelliden (1888) hatte ich behauptet, dass bei *Psygmobranchus* das erste Paar Cölomsäcke, indem es sich nach vorn zu ausdehne, das Peritonealepithel für die Basaltheile der Kopfkiemen abgeben müsse. Darauf gab ich (1890 A) dieser Ansicht eine allgemeinere Fassung, indem ich folgenden Satz aufstellte: »bei den Anneliden besitzt der Kopflappen keine eigenen Mesodermsegmente, sondern erhält seine peritoneale Auskleidung durch Ausdehnung der Wandungen des ersten postoralen, also Rumpfsomitpaares nach vorn, wodurch die primäre Kopfhöhle vollständig verdrängt wird«.

In der vorliegenden Arbeit habe ich nun die einschlägige Beobachtung an *Psygmobranchus* und *Polygordius* ausführlich beschrieben. Ferner will ich hier auf die Aussage Häcker's (1895) hinweisen, dass er ebenfalls geneigt war, bei *Polynoë* die Bildung der secundären Leibeshöhle des Kopfes »durch Spaltung und Auseinanderlegung des Mesodermstreifens in seine zwei Blätter« zu erklären. Außerdem habe ich aber auch selbst bei *Polynoë*, sowie bei den Eunicidenlarven, das Vorwachsen der sich erweiternden Peritonealsäcke des ersten Rumpfsegments in den präoralen Abschnitt beobachtet, obgleich ich diesen Process hier nicht ganz bis zu Ende, d. h. nicht bis zum Momente, wo die Vorderwände der besagten Säcke an das Gehirn anstoßen, verfolgt habe. Bei den Larven von *Phyllochaetopterus*, deren weit geöffneter Mundtrichter stark gegen das vordere Köperende hin verschoben ist, fand ich die Cölomhöhlen des ersten Mesodermsomitpaares im Vergleich zu allen folgenden außerordentlich vergrößert, was offenbar auf denselben Vorgang hinweist. Endlich habe ich auch bei *Lopadorhynchus* und bei den übrigen Phyllodociden die soliden Somite des ersten Rumpfsegmentes nachweisen können, deren definitive Ausbildung aber nicht eingehender untersucht, da sich das in diesem Falle wegen der dichten Aneinanderlagerung von Ecto- und Entoderm als sehr schwierig erwies.

Zum Schlusse sei noch die für viele Polychäten und auch für *Polygordius* charakteristische Eigenthümlichkeit erwähnt, dass nämlich das vorderste Somitpaar, von welchem alle mesoepithelialen Gebilde des ersten Rumpfsegmentes und des Kopfes ihren Ursprung nehmen, lange Zeit in unentwickeltem Zustande verharrt. Diese Erscheinung wird nun wahrscheinlich in der frühzeitigen Anpassung der Polychätenembryonen an eine freie, pelagische Lebens-

weise, also in der Umwandlung derselben in die sog. Trochophoralarve mit der geräumigen Kopfblase ihre Ursache haben. Da das letztere Gebilde jedenfalls die Bedeutung einer hydrostatischen Einrichtung hat, welche den Larven das Schwimmen bis zum Ablauf der Metamorphose erleichtern soll, so ist es vollkommen verständlich, dass sich in demselben die primären oder larvalen Organe so lange wie möglich erhalten, die definitiven dagegen in ihrer Entwicklung zurückbleiben, um den ersteren in ihrer Thätigkeit nicht hinderlich zu werden.

Die phylogenetische Bedeutung der heterogenen Mesodermcomponenten.

Die Bildungsweise und weitere Differenzirung des Mesenchyms und des Cölothels in der Ontogenie der Anneliden giebt uns einige Anhaltspunkte zur Beurtheilung, was für eine Bedeutung diese embryonalen Gewebe in der Phylogenie gehabt haben könnten.

Wie ich schon in der Einleitung angedeutet habe, können wir nicht auf eine erfolgreiche Lösung von Fragen nach der phylogenetischen Bedeutung irgend welcher Organsysteme rechnen, ohne die Gesammtorganisation der betreffenden Thiere zu berücksichtigen. Zu diesem Zwecke müssen wir zuerst, wenn auch nur annähernd wenigstens, ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den nächst tiefer stehenden Thiergruppen feststellen und, so weit es unsere Kenntnisse erlauben, eine möglichst klare Vorstellung vom allgemeinen Verlaufe derjenigen progressiven Veränderungen zu gewinnen suchen, in Folge deren die Umwandlung der ursprünglicheren Formen zu Stande gekommen sein muss. Das Gesagte bezieht sich natürlich auch auf die uns beschäftigende Frage nach der Bedeutung der Bestandtheile des Annelidenmesoderms. Außerdem aber lässt sich diese Frage nicht für irgend eine bestimmte Thiergruppe gesondert lösen und kann eigentlich nur auf Grund von umfangreichen, vergleichend-embryologischen und morphologischen Betrachtungen ihrer Entscheidung näher gebracht werden.

Allen diesen Anforderungen kann ich an dieser Stelle natürlich nicht gerecht werden. Es bedürfte dazu einer eingehenden Durchsicht nicht nur aller Theorien über den Ursprung der Ringelwürmer und der ihnen nahestehenden Thiere, sondern auch fast der ganzen embryologischen Litteratur, was gewiss allzuweit über den Rahmen

der vorliegenden Arbeit hinausgehen würde. Und so will ich mich denn darauf beschränken, einige der von mir bereits früher ausgesprochenen Schlussfolgerungen, die zum Theil aus den hier dargestellten Thatsachen resultirten, etwas ausführlicher zu behandeln.

Die Phylogenie des Mesenchyms.

In meinem Aufsatze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) habe ich in allgemeinen Zügen meine Auffassung davon aus einander gesetzt, wie aus Thieren, die den heutigen Turbellarien und Nemertinen nahe standen, durch verschiedene, allmähliche Veränderungen in der Organisation die Ringelwürmer hervorgegangen sein könnten. Ich führte dort den Gedanken durch, dass das embryonale Mesenchym der Anneliden dem sog. Parenchym der bezeichneten Thiere entspräche, und gab eine Übersicht derjenigen Gebilde, welche, dem primären Mesoderm der ersteren angehörend, von den letzteren ererbt sein müssten.

Zum primären Mesenchym gehört vor Allem die ganze primäre Muskulatur nicht nur der Larven, sondern auch der vollkommen ausgebildeten Anneliden. Die Bildungsweise derselben aus besonderen Neuromuskelanlagen, wie wir sie bei verschiedenen Polychäten kennen gelernt haben, giebt uns nun zu folgenden theoretischen Betrachtungen Veranlassung.

Die Elemente der subdermalen Muskulatur sind ursprünglich wahrscheinlich ectodermale Zellen des Integuments gewesen, in welchen als Antwort auf verschiedene, von außen her einwirkende Reize allmählich eine gesteigerte Contractilität zur Ausbildung gelangte. Diese Grundeigenschaft des lebenden Protoplasmas wird sich dabei vorzugsweise im proximalen Theile der Zellen concentrirt haben, während deren distaler Abschnitt mehr percipirend, der mittlere Zelltheil aber leitend thätig gewesen sein muss. Hier wären also die Hauptcomponenten eines einfachen Reflexapparates in ein und derselben Zelle vereinigt gewesen, wie wir das bis zu einem gewissen Grade in der Epithelmuskelzelle der Haut der niederen Cölenteraten noch heute verwirklicht finden.

Nach der Neuromuskeltheorie Kleinenberg's (1872, 1886), die mir in dieser Beziehung als der beste Erklärungsversuch erscheint, soll die weitere Differenzirung nicht etwa dadurch eingetreten sein, dass bei der Theilung jener Elemente die anfangs in einer Zelle vereinigten Eigenschaften, nämlich die Fähigkeit, äußere

Reize zu percipiren und fortzuleiten, und die Contractilität, auf verschiedene, in organischer Verbindung mit einander bleibende Theilungsproducte vertheilt wurden, sondern vielmehr in Folge der überwiegenden Ausbildung je einer der genannten Functionen und des Zurücktretens der beiden übrigen in verschiedenen, benachbarten Elementen.

Ein ähnlicher Vorgang scheint sich nun auch thatsächlich bei der ontogenetischen Entwicklung der Sinnes-, Nerven- und Muskelzellen in den typischen Neuromuskelanlagen der Anneliden abzuspielen, wobei der für die Function nothwendige Contact zwischen den einzelnen Componenten des hier entstehenden Reflexapparates schon von vorn herein in der epithelialen Aneinanderlagerung der noch indifferenten Ectodermzellen der Anlage gegeben ist.

Solche Bildungsprocesse werden sich wahrscheinlich ursprünglich in der ganzen Ausdehnung des Integuments vollzogen haben, was zunächst eine diffuse Vertheilung von Sinneselementen innerhalb des einschichtigen Hautepithels und eben so von Nerven- und Muskelzellen dicht unter demselben zur Folge gehabt haben mag. Hieraus folgt jedoch noch nicht, wie das KLEINENBERG ganz richtig hervorhob, dass überhaupt alle Sinnes- oder Nervenzellen nothwendiger Weise im Zusammenhange mit Muskelzellen entstanden sein müssten. Indem sich dann weiter diese Elemente in bestimmter Weise gruppirten, bildeten sie localisirte Sinnesorgane, das periphere und centrale Nervensystem und die primäre Muskulatur. Um die verschiedenen Phasen dieses phylogenetischen Vorganges zu illustriren, ließe sich schon aus der Entwicklungsgeschichte von *Lopadorhynchus* eine Menge passender Beispiele anführen.

Wenden wir hier das KLEINENBERG'sche Princip der Substitution an, so wird es nicht schwer sich vorzustellen, wie die Production von primären Myoblasten, die anfänglich offenbar in situ erfolgte, sich bei den Anneliden nach und nach auf relativ wenige, ectodermale Bildungsherde beschränkte und in gewissen Fällen schließlich die Form einer teloblastischen Entwicklungsweise annahm.

Allein nicht nur das Ectoderm war ursprünglich befähigt, Muskelzellen zu erzeugen, sondern jedenfalls auch das Entoderm, wie wir das noch jetzt bei den Cölenteraten sehen. Auch hier werden zuerst die contractilen Elemente wahrscheinlich zusammen mit nervösen entstanden sein, worauf die Beobachtungen der Gebrüder HERTWIG (1879) hinweisen, die bei Actinien das Vorhandensein von Nervenzellen in der tiefen Schicht des Entoderms constatirten. Wie es

scheint, sind jedoch diese entodermalen, primären Muskelelemente, aus denen sich einst die primäre Darmmuskulatur zusammensetzte, bei den Ringelwürmern vollständig verschwunden, indem sie hier allem Anscheine nach durch contractile Elemente ectodermalen Ursprungs substituirt wurden.

Und endlich sehen wir, dass bei den Anneliden auch das Cölothel die Fähigkeit erhalten hat, gewisse Theile der Körpermuskulatur zu produciren, welche auch heute noch im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung die entsprechenden, primären Muskeln verdrängen, um an ihre Stelle zu treten. Dieser Process hat nun bei höheren Thieren, nämlich den Arthropoden und Vertebraten, noch eine weit umfangreichere Bedeutung erlangt.

Die Thatsache, dass in gewissen Fällen primäre Muskeln durch die secundäre Muskulatur substituirt werden, giebt uns einen Anhaltspunkt für die Erklärung, wie die Innervirung der letzteren überhaupt zu Stande gekommen sein mag. Indem die Secundärmuskeln vom Cölothel ihren Ursprung nehmen, erscheinen dieselben als Gebilde, welche dem Ectoderm, aus dem die primären Muskeln nebst ihren Nerven gemeinsam hervorgehen, genetisch jedenfalls fremd gegenüberstehen. Da sich aber die cölomatische Muskulatur gewissen Primärmuskeln dicht anschmiegte, so kam sie dadurch zugleich in enge Berührung mit den betreffenden, motorischen Nervenendigungen, und als nun diese Primärmuskeln rückgebildet wurden, mögen deren Nerven eben zur ausschließlichen Versorgung der entsprechenden, secundären Muskeln übrig geblieben sein. Eine solche Erklärung scheint mir wenigstens in Hinblick auf die herrschende Lehre von den Neuronen und deren Beziehungen zum Muskelgewebe vollkommen zulässig[1].

Weiter gehören zum primären Mesoderm gewisse Stütz- und Bindegewebe, die bei den Ringelwürmern im Allgemeinen überhaupt nur eine geringe Ausbildung erlangen. Sie kommen hier in zwei Arten vor und erscheinen entweder in der Form einer spärlichen, homogenen Grundsubstanz, die von verzweigten oder spindelförmigen Elementen durchsetzt ist, oder als blasiges Zellgewebe; eine Über-

[1] In der Histologie der Vertebraten sind uns auch, obgleich nur vereinzelte Fälle bekannt, die darauf hinweisen, dass auch bei diesen Thieren gelegentlich, wie z. B. in den Schweißdrüsen der Säuger, Muskelzellen in situ, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach aus ectodermalen Elementen entstehen können. Meiner Meinung nach müssen solche Muskelzellen ebenfalls zur Kategorie der primären Muskeln gerechnet werden.

gangsform stellt gewissermaßen der sogenannte Kopfkiemenknorpel der Serpuliden vor. Der Ursprung dieser Gebilde ist nicht sicher festgestellt, doch besitzen wir einige Andeutungen davon, dass dieselben vom Ectoderm abstammen dürften. Beide Gewebsformen sind bei niederen Würmern reichlich entfaltet, und zwar ist bei den Plathelminthen das blasige Füllgewebe vorherrschend, während das Stützgewebe mit eingelagerten Zellen für die Nemertinen charakteristisch ist. Daraus schließe ich, dass das Bindegewebe bei den »parenchymatösen« Vorfahren der Anneliden wahrscheinlich sehr viel stärker entwickelt war und bei deren Nachkommen, den heutigen Ringelwürmern, nur als unbedeutender Rest erhalten geblieben ist.

Aber dennoch hat sich offenbar bei einigen Anneliden, wie z. B. bei den Hirudineen, eine stärkere Ausbildung des Bindegewebes als nothwendig erwiesen, und da war es wiederum die hochgradige Umbildungsfähigkeit des Cölothels, die hier aushelfen musste. Und so trat denn ein secundäres Mesenchym, wie es ähnlich bei den Wirbelthieren vorherrschend ist, an die Stelle des primären Bindegewebes[1].

Zu den Stützgeweben der Anneliden müssen eigentlich noch die Elemente des centralen Nervensystems gerechnet werden, in deren dicht verflochtenen Verzweigungen die Nervenfasern und Nervenzellen eingelagert sind. Im einfachsten Falle, wo die betreffenden Theile des Nervensystems sich nicht vom Integument getrennt haben, bleiben die besagten Elemente mit ihrem Zellkörper im ectodermalen Epithel der Körperbedeckung und erscheinen so zu sagen als Prototyp des Ependyms. Wenn jedoch die centralen Nervenapparate sich von ihrem Mutterboden loslösen, so nehmen sie wahrscheinlich auch jene stützenden, epithelialen Elemente mit sich, und diese bleiben entweder an der Oberfläche der ersteren oder rücken in die Masse des Nervengewebes hinein. Eine derartige Entstehungsweise des Neurilemms und der Neuroglia der Anneliden vom Ectoderm her halte ich für die wahrscheinlichste[2].

[1] Bei Vertebraten haben sich offenbar hin und wieder auch noch Derivate eines primären, ectodermalen Mesenchyms erhalten; darauf weist die gelegentliche Bildung der Kiemenknorpel direct aus dem Ectoderm hin, wie das von Platt (1894, 1897) in durchaus überzeugender Weise bei *Necturus* nachgewiesen worden ist.

[2] Das Gliagewebe, welches aus dem Ependym des Rückenmarkscanals und somit jedenfalls aus dem Ectoderm hervorgeht, wäre ein weiteres Beispiel für das Vorkommen ectodermaler Binde- oder Stützgewebe bei den Wirbelthieren.

Oben habe ich schon erwähnt, dass ich primäre Amöbocyten bei den Annelidenlarven nirgends angetroffen habe. Dennoch werden solche Wanderzellen bei den Vorfahren der Ringelwürmer höchst wahrscheinlich vorhanden gewesen sein, da sie bei den heutigen Turbellarien und Nemertinen vorkommen. Ihre Herkunft von dem einen oder dem anderen der primären Keimblätter ist jedoch noch nicht sicher festgestellt, obwohl verschiedentlich behauptet wurde, dass sie aus dem Entoderm hervorgehen.

So sehen wir denn, dass jenes embryonale Gewebe, welches ich als primäres Mesenchym oder primäres Mesoderm bezeichnet habe, aus genetisch recht verschiedenen Gebilden sich zusammensetzt. Daher kann ich der Ansicht der Gebrüder Hertwig (1881) und derjenigen Metschnikoff's (1882, 1886), dass nämlich Wanderzellen oder Phagocyten den Ausgangspunkt für alle diese heterogenen Elemente gebildet hätten, nicht beistimmen. Eine derartige Auffassung wäre vielleicht noch zulässig in Bezug auf gewisse Stütz- und Füllgewebe, da wir Fälle kennen, wo amöboide Zellen mit deutlich ausgesprochenen, phagocytären Eigenschaften in einer von benachbarten Epithelien ausgeschiedenen Grundsubstanz zu unbeweglichen, verzweigten Bindegewebselementen werden. Die Meinung aber, dass alle primären Muskelzellen phylogenetisch von Amöbocyten herrühren sollen, selbst wenn wir uns solche vom Ectoderm abstammend denken, erscheint mir ganz verfehlt, da wir dabei zu äußerst complicirten Hilfshypothesen unsere Zuflucht nehmen müssten, um den Ursprung der Beziehungen zwischen Muskel und Nerv zu erklären[1]. Diese Beziehungen ergeben sich dagegen ganz von selbst, wenn wir mit Kleinenberg als Vorstufe für die Primärmuskeln die Epithelmuskelzelle acceptiren. Die verzweigte Form der sogenannten Mesenchymmuskeln erscheint dann als eine spätere Modification, die sich gebildet haben muss, nachdem die Muskelzelle das Mutterepithel verlassen und ihre epitheliale Bipolarität eingebüßt hatte.

Meiner Meinung nach entstanden alle im Vorhergehenden auf-

[1] Allerdings lässt sich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, dass Phagocyten — denn anders kann ich mir die ursprüngliche, phylogenetische Bedeutung von Wanderzellen nicht vorstellen — indem sie mit percipirenden oder nervösen Zellen in enge Berührung kamen, in Folge eines von derartigen Elementen übertragenen oder auch wohl auf irgend welche andere Weise applicirten Reizes eine gesteigerte Contractilität erlangt und sich in Muskelzellen verwandelt haben könnten. Doch sind uns einstweilen keine Beispiele für einen solchen Vorgang bekannt.

gezählten Gebilde vollkommen selbständig, entweder aus einem der beiden primären Keimblätter oder auch aus dem Cölothel. Daher kann das Mesenchym keine einheitliche, morphologische Bedeutung haben, sondern bloß als ein embryonales Sammelgewebe aufgefasst werden, in welchem zeitweilig die undifferenzirten Anlagen sehr verschiedener Organe und Gewebe scheinbar zu einem Ganzen vereinigt sind.

Die Phylogenie des Cölothels.

Einen ganz anderen phylogenetischen Ursprung hat meiner Ansicht nach das secundäre oder cölomatische Mesoderm der Anneliden gehabt. In meiner schon mehrfach citirten Abhandlung (1890 A) hatte ich dasselbe als ursprüngliches Geschlechts- oder Gonadengewebe definirt, dessen Urelemente, nämlich die Propagationszellen, bei den Vorfahren der Metazoen noch vor der Sonderung der somatischen Zellen in ein Ecto- und Entoderm differenzirt gewesen sein müssen, wie wir das etwa bei *Volvox* unter den colonialen Protozoen wirklich vorfinden. Hiermit erhält das Cölothel die Bedeutung eines dritten, und zwar noch ursprünglicheren Primitivorgans als die beiden primären Keimblätter.

In dieser Auffassung sind nun zwei Ideen vereinigt, die von zwei verschiedenen Autoren ausgegangen sind, nämlich von Hatschek und von Kleinenberg.

In seiner Arbeit über die Entwicklung von *Pedicellina* sprach Hatschek (1877) zum ersten Male den Gedanken aus, dass die Polzellen des Mesoderms in der Phylogenie Geschlechtszellen gewesen sein müssen. Nach Hatschek's Darstellung hätten nur einige Theilungsproducte der Urmesoblasten bei der Weiterentwicklung des Thierkörpers ihre ursprüngliche Bedeutung beibehalten, während alle übrigen Derivate derselben in Folge eines complicirten Anpassungsvorganges sich in verschiedene andere Mesodermgebilde verwandelt hätten. Schon damals versuchte Hatschek seine Idee noch an einem zweiten Beispiele, nämlich aus der Ontogenese von *Lumbricus*, zu erläutern. Und seiner Auffassung schloss sich darauf auch Rabl (1879) an.

Ferner lesen wir in der bekannten Abhandlung Hatschek's 1878 über die Entwicklung der Anneliden: Die secundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niederen Formen.« Diese Behauptung war darauf begründet, dass die

Geschlechtsproducte bei den Anneliden aus den Wandungen der secundären Leibeshöhle entstehen und nach Loslösung von denselben bis zur vollen Reife in diesem Hohlraume bleiben wie die gleichen Elemente in der Höhle der Gonaden bei niederen Würmern.

Auf Grund ganz ähnlicher Betrachtungen gelangte auch Bergh 1895 C) zu einer solchen Auffassung, die er als Arbeitshypothese bezeichnete. Der Hauptsache nach ist dieselbe in den folgenden Sätzen enthalten: »Nach der hier vertretenen Anschauung ist die segmentirte Leibeshöhle der Anneliden den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog; jede Hälfte einer Segmenthöhle mit dem sie begrenzenden Epithel einem Geschlechtsfollikel«, und weiter: »Die Primitivfunktion des Peritoneums der Anneliden dürfte wohl jedenfalls nicht die einer Hülle, sondern diejenige des Keimepithels sein.«

Sehr energisch trat Kleinenberg (1886) gegen derartige Erklärungsversuche der phylogenetischen Bedeutung des Mesoderms auf. So machte er Hatschek den Vorwurf, dass er uns nicht darüber aufgeklärt habe, wie er sich eigentlich den Übergang von Geschlechtszellen zu verschiedenen Geweben mit bestimmten anderen, funktionellen Eigenschaften vorstelle. Dennoch äußerte er sich über die Ansicht Hatschek's, dass die Urmesoblasten ursprünglich die Bedeutung von Geschlechtszellen gehabt hätten, in folgender Weise: »Das ist ein geistreicher Gedanke, der mir besonders sympathisch sein muss. Denn ich glaube, dass die Geschlechtszellen nicht von den Keimblättern herrühren; sie bestanden nämlich schon gesondert in den locker gefügten und von gleichartigen Zellen zusammengesetzten Vorfahren der Cölenteraten, bevor die Anordnung der Zellen in Ectoderm und Entoderm vollzogen war.« Da haben wir nun auch die zweite Idee, die bei Aufstellung des obigen Satzes über die Phylogenie des Cölothels von mir in Anwendung gebracht worden ist. »Damit würde das Auftreten der Mesoblasten noch während der Furchung gut übereinstimmen«, sagte Kleinenberg weiter in Bezug auf die Auffassung Hatschek's, und das dürfte vielleicht auch wirklich so sein. Nicht einverstanden bin ich jedoch mit Kleinenberg, wenn er behauptet, dass wir bei der Durchführung jener Idee auf erhebliche theoretische und empirische Schwierigkeiten stoßen würden.

Seiner Zeit hatte ich Kleinenberg meine Ansichten über die uns beschäftigende Frage mitgetheilt, worauf er mir in seinem schon oben erwähnten Briefe (1889) Folgendes antwortete. »Unsere Anschauungen über die phylogenetischen Anfänge des sogenannten

Mesoderms gehen freilich so weit aus einander, dass eine briefliche Discussion kaum möglich ist. Ihre Auffassung hat sicher den Vorzug, sich in Einklang mit den im Augenblick gebräuchlichen Terminis technicis zu setzen — ob sie aber auch mehr wirkliche Klarheit in die Sache bringt? Den Grund, die großen Zellen des Mesoderms für Geschlechtszellen zu nehmen, finde ich, aufrichtig gesagt, bloß darin, dass sie rundliche dicke Dinger sind — selbst die Entwicklung von *Sagitta* spricht gegen diese Auffassung. Und sind sie wirklich so ursprüngliche Elemente? Man könnte ihre Existenz auch auf die allereinfachsten physiologischen Bedürfnisse begründen, und sie würden dann zu einer der frühesten embryonalen Anpassungen. Wo sie liegen, vollziehen sich eine Zeit lang die lebhaftesten Bildungsvorgänge, und diese sind ohne eine entsprechend energische Ernährungsthätigkeit nicht denkbar: da nun eine größere Protoplasmamasse, unter gleichen Umständen, im Verhältnis mehr assimilirt als eine kleinere, ist es keine besonders betrübende Dummheit anzunehmen, dass Zellen, denen die Aufgabe zufällt viele neue Zellen zu erzeugen, dieser Aufgabe dadurch nachzukommen suchen, dass sie ihre Assimilationskraft durch Vergrößerung ihres Protoplasmavolums steigern.«

In der ihm eigenen, lebhaften und humoristischen Darstellungsweise giebt uns Kleinenberg hier eine geistvolle, physiologische Erklärung vom wahrscheinlichen Ursprunge der Urmesoblasten in der Phylogenie der Embryonen, die eben so gut auch für alle übrigen Teloblasten gelten kann. Doch ist das nicht seine Antwort auf die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung des Mesoderms überhaupt.

Bei der kritischen Durchsicht der einschlägigen Litteratur sagte Kleinenberg (1886), dass in Balfour's Vergleichender Entwicklungsgeschichte (1880—81) »die umfassendsten und weitreichendsten Ansichten über den Ursprung des Mesoderms enthalten« seien. Nach der Auffassung dieses Forschers war das Mesoderm bei seinem ersten Auftreten keine selbständige Zellmasse zwischen den beiden primären Keimblättern, sondern hätte sich phylogenetisch als Resultat wiederholter Differenzirungsvorgänge im Ecto- und Entoderm gebildet. Das Mesoderm als besondere Schicht undifferenzirter Zellen sei eine secundäre Erscheinung, hervorgerufen durch das allgemeine Bestreben in der ontogenetischen Entwicklung der Thiere, die Bildungsprocesse möglichst zu vereinfachen. Nachdem auf solche Weise ein mittleres Keimblatt zu Stande gekommen sei, hätten Ecto- und Entoderm ihre Fähigkeit verloren, diejenigen Gewebe zu erzeugen, deren

Production von da ab dem Mesoderm anheimgefallen wäre. Und daraus zog Balfour den Schluss, dass das Mesoderm der dreischichtigen Thiere, die jedenfalls alle gemeinsam von einem dreiblättrigen Vorfahren abstammten, überall homolog sein müsse.

Hier möchte ich noch hinzufügen, dass auch Metschnikoff (1882, 1886) zu ganz ähnlichen Ansichten über den Ursprung des Mesoderms gelangte, obgleich in seinen Speculationen Phagocyten die Hauptrolle spielten.

Wenn nun Kleinenberg auch von ähnlichen Betrachtungen über dies erste Entstehen mesodermaler Elemente ausgegangen war wie Balfour, so kam er schließlich doch zu einem durchaus verschiedenen Endresultate, nämlich zu dem, dass ein Mesoderm im Sinne eines besonderen Keimblattes überhaupt nicht existire, und dass alle Gewebe und Organe, die Geschlechtszellen ausgenommen, von den Primitivorganen, d. h. vom Ectoderm oder vom Entoderm abzuleiten seien.

Was nun im Speciellen die Mesodermstreifen der Anneliden, also deren secundäres Mesoderm anbelangt, so schrieb ihnen Kleinenberg die ursprüngliche Bedeutung muskulöser Gebilde zu, die im Zusammenhange mit nervösen Elementen entstanden seien. Eine Recapitulation dieses phylogenetischen Vorganges in der Ontogenese der Ringelwürmer sei das Auftreten der Bauchplatten, welche Kleinenberg als gemeinsame Anlagen beider Gebilde, also als Neuromuskelanlagen, betrachtete.

Im Hinblick auf die in der Litteratur vorhandenen Angaben, dass das Bauchmark und die Mesodermstreifen der Anneliden zusammen aus denselben ectodermalen Längswülsten durch Delamination im Bereiche der ganzen Rumpfanlage auf einmal entstehen, erschien diese Auffassung berechtigt, jedoch nur unter der Bedingung, dass die Geschlechtszellen nicht auch aus den Mesodermstreifen hervorgehen. Da Kleinenberg bei *Lopadorhynchus* die Bildung der Gonaden direct aus dem Ectoderm constatirt zu haben glaubte und in Folge dessen überhaupt die Richtigkeit der herrschenden Ansicht, dass die Geschlechtsproducte der Anneliden vom Peritonealepithel erzeugt würden, bezweifelte, so konnte ihm seine Theorie von dieser Seite wenigstens ungefährdet erscheinen.

Nun haben wir aber im Vorhergehenden gesehen, dass die drei wichtigsten Argumente der Kleinenberg'schen Auffassung sich als Beobachtungsfehler erwiesen haben. Die Nachuntersuchung hatte ergeben, 1) dass die Mesodermstreifen der Anneliden nicht durch

Abspaltung vom Ectoderm in situ entstehen, 2 dass sie nicht mit dem Bauchmark aus gemeinsamen Anlagen hervorgehen und auch nicht vom Ecto- oder Entoderm, sondern unmittelbar von den Blastomeren ihren Ursprung nehmen, und 3 dass die Geschlechtsdrüsen doch vom Peritoneum und somit auch von den Mesodermstreifen, nicht aber vom äußeren Keimblatte herrühren. Die beiden ersten Punkte widerlegen die Auffassung der Bauchplatten als Neuromuskelanlagen, während mit dem dritten Punkte die Deutung der Mesodermstreifen als Muskelplatten unvereinbar ist. Ich will es zugeben, dass Muskelzellen durch allmähliche, phylogenetische Metamorphose zu Elementen umgebildet werden könnten, die fester an einander rückten und eine Hüllmembran ähnlich dem Peritonealepithel hergestellt hätten. Dass sich Muskelelemente aber in Geschlechtszellen verwandelt haben sollten, kann ich mir absolut nicht vorstellen.

Noch in demselben Jahre, als Kleinenberg's Arbeit über *Lopadorhynchus* erschien, erklärte sich Bergh (1886 B) mit dessen Ansichten über das Mesoderm vollkommen einverstanden und bezeichnete seine Auseinandersetzungen als das Beste, was über die Frage nach der Bedeutung des sogenannten mittleren Keimblattes überhaupt geschrieben worden wäre. Im Hinblick auf eine solche Erklärung konnte man wohl erwarten, dass Bergh damit seine frühere Meinung aufgegeben hätte, obgleich er das auch nicht direct aussprach. Mir wenigstens schien es, dass man das Peritoneum der Ringelwürmer nicht von Muskelelementen ableiten und demselben Gebilde zugleich die phylogenetische Bedeutung eines Keimepithels zuschreiben könnte.

Allein in einer späteren Abhandlung Bergh's (1890 C), wo er den Keimstreif der Oligochäten auch eine Neuromuskelanlage nennt, lesen wir Folgendes: »Aus den inneren Muskelplatten entstehen hier aber außer Muskeln auch noch die Geschlechtsdrüsen, ferner die Nephridien, das Peritonealepithel und die Blutgefäße. Den phylogenetischen Ursprung der Blutgefäße von contractilen Elementen hält Bergh nicht nur für möglich, sondern sogar für sehr wahrscheinlich, obgleich er uns dabei nicht erklärt, wie er sich das eigentlich vorstellt. Dann aber fährt er fort: »Anders mit den Geschlechtsdrüsen. Die dieselben zusammensetzenden Elemente, die Keimzellen, sind wohl zweifellos phylogenetisch älter als die beiden (primären) Keimblätter, und wenn sie also bei den Oligochäten und Hirudineen nicht aus besonderen Anlagen, sondern aus dem Material der inneren Muskelplatten (in letzter Instanz also aus den hinteren

Mesoblasten) entstehen, so liegt hier eine Concentration der Entwicklung vor, indem in die sonst einheitliche und wesentlich neuromuskuläre Anlage des Keimstreifens das sich zu Geschlechtszellen differenzirende Material mit aufgenommen ist.«

Hier sucht Bergh seine entgegengesetzten Meinungen, die er zu verschiedenen Zeiten vertreten hat, mit einander zu versöhnen, obgleich dieselben offenbar unvereinbar sind. Die Gezwungenheit seines Erklärungsversuches liegt jedoch auf der Hand, was Bergh denn wohl auch schon selbst empfunden haben mag. So lässt er jetzt bereits zwei verschiedene Erklärungen für den phylogenetischen Ursprung des Peritoneums und der Nephridien zu, nämlich die eine, die zum Theil von Kleinenberg (1886) herrührt, wonach die bezeichneten Organe aus muskulösen Elementen entstanden seien, sowie seine eigene, frühere Erklärung, welcher die Idee Hatschek's (1878) zu Grunde lag, dass die Cölomsäcke der Annelidenembryonen den Gonaden der niederen Würmer homolog wären. Zur Entschuldigung dieser Unbestimmtheit in seinen Ansichten weist Bergh auf den Umstand hin, dass wir uns hier auf sehr unsicherem Boden befänden, und erklärt sich mit Kleinenberg durchaus einverstanden, dass die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Polychäten eine gründliche, neue Durcharbeitung erfordere. Eine derartige Unschlüssigkeit bei Bergh ist etwas Neues, und wir sehen auch hier wiederum, dass Zeit und Umstände seine bekannte Intoleranz, mit welcher er früher gegen die Meinungen Anderer vorging, sehr bedeutend herabzustimmen vermocht haben.

Kleinenberg hatte übrigens Recht, wenn er behauptete, dass Hatschek uns die Erklärung für den phylogenetischen Übergang von den hypothetischen Geschlechtselementen zu den übrigen Mesodermgebilden schuldig geblieben wäre. Diesen Vorwurf konnte man aber Bergh nicht machen, als er seiner Zeit (1885 C) die Idee Hatschek's auszuführen versuchte. Vollkommen richtig wies er damals auf verschiedene Momente hin, welche die weitere Differenzirung der Gonaden bei den parenchymatösen Vorfahren der Ringelwürmer veranlasst haben konnten. So erklärte Bergh die Aneinanderlagerung der Wandungen benachbarter Geschlechtsfollikel, welchen die Mesodermsomite der in Entwicklung begriffenen Anneliden entsprächen, und damit auch das Entstehen der Dissepimente und Mesenterien durch ein allmähliches Verschwinden des Parenchyms. Hierher gehört auch seine Behauptung, dass das ursprüngliche Keimepithel und die Follikelhöhlen bei den Ringelwürmern

eine allgemeinere Bedeutung erlangt hätten und eben desswegen in der Ontogenese früher zur Entwicklung kämen. Weiter hob Bergh den Umstand hervor, dass sich bei den höheren Formen die Bildung der Geschlechtsproducte an bestimmten Stellen des Follikelepithels localisirt hätte, wobei aus den übrigen Abschnitten des letzteren das Peritoneum entstanden sei, und dass aus diesem, sich nach außen vorstülpend, die Nephridien hervorgegangen seien, welche anfangs, ähnlich wie die zeitweiligen Ausstülpungen der Sackgonaden bei gewissen Nemertinen, zur Ausfuhr der Geschlechtsproducte gedient hätten. Ferner machte er darauf aufmerksam, dass bei vielen Anneliden die Fähigkeit, Geschlechtsproducte zu erzeugen, nur in gewissen Segmenten erhalten geblieben sei, während die übrigen Segmente des Körpers steril geworden wären. Wichtig ist endlich noch die Bemerkung Bergh's, dass die Geschlechtsfollikel bei den Nemertinen ausschließlich im postoralen Körpertheile vorkämen, wodurch er offenbar das Fehlen der Metanephridien im präoralen Abschnitte bei den Anneliden erklären wollte. Für mich enthält dieser Befund zugleich auch noch die Erklärung der Thatsache, dass der Kopflappen der Embryonen und Larven der Ringelwürmer keine eigenen Cölomsomite besitzt.

Betrachtungen, die mit den eben angeführten fast identisch sind, hatten auch mir dazu Veranlassung gegeben, die phylogenetischen Anfänge des Cölomepithels der Anneliden in den Geschlechtsdrüsen der Parenchymwürmer zu suchen und die weiteren Umbildungen derselben in ähnlicher Weise zu erklären, wie es Bergh versucht hat. Beiläufig sei hier bemerkt, dass meine Ansichten über diesen Gegenstand, obgleich sie erst viel später veröffentlicht wurden (1890 A), ganz unabhängig von der betreffenden Abhandlung Bergh's (1885 A) und noch vor deren Erscheinen entstanden waren. In Gesprächen mit den Herren Dohrn, Eisig und Lang hatte ich dieselben zu wiederholten Malen aus einander gesetzt. Ich erwähne das hier nicht etwa, um irgend welche, gewiss stets zwecklosen Ansprüche auf Priorität zu erheben, sondern bloß in der Absicht, damit anzudeuten, dass die Schlussfolgerungen, zu welchen Bergh und ich unabhängig von einander gelangten, sich damals also gewissermaßen einem von selbst aufdrängten, indem sie eigentlich schon von der ganzen vorhergehenden, geschichtlichen Entwicklung unserer zoologischen Kenntnisse vorbereitet waren.

Der Hauptsache nach mit den früheren Ansichten Bergh's im Einklange stehend, unterscheidet sich meine Auffassung des uns beschäftigenden Problems hiervon in folgenden Einzelheiten.

Als Ausgangspunkt für die phylogenetische Erklärung der Anneliden-organisation dienen mir nicht die Nemertinen, sondern die Turbellarien. Obgleich uns die Nemertinen für diesen Zweck gewiss recht werthvolle Hinweise liefern, so haben sie sich doch von der zu den Ringelwürmern aufsteigenden, genealogischen Linie offenbar sehr bedeutend abseits entfernt. Die Turbellarien dagegen, welche natürlich auch eine Reihe von ganz eigenartigen Charakteren aufweisen, die den typischen Anneliden fremd sind, erscheinen mir dennoch als viel directere Abkömmlinge jener ältesten Würmer, von denen sowohl die Anneliden als auch die Nemertinen abstammten.

Wie wir sahen, erklärte Bergh die gegenseitige Annäherung der sich erweiternden Geschlechtsfollikel, aus denen die Cölomsäcke hervorgingen, und somit auch das Zustandekommen der Mesenterien und Dissepimente, durch das Verschwinden des für die niederen Würmer charakteristischen Parenchyms bei den Anneliden. Damit bin ich nur zum Theil einverstanden, indem ich dafür halte, dass ein großer Theil jenes Parenchyms, nämlich die meisten Primärmuskeln sowie gewisse Überreste des Bindegewebes[1], in die Organisation der Anneliden mit hinübergenommen worden sein müssen.

Ferner gehen unsere Meinungen über den phylogenetischen Ursprung des Excretionssystems der Ringelwürmer in einigen wesentlichen Punkten aus einander. Doch möchte ich von der Erörterung dieser Frage hier völlig absehen.

In Bezug auf das wahrscheinliche Entstehen des Peritoneums aber und der localisirten Geschlechtsdrüsen aus dem ursprünglichen Gonadenepithel, der geschlechtlichen und sterilen Somite, sowie bezüglich des Fehlens der Keimdrüsen in dem präoralen oder Kopfabschnitte der Annelidenvorfahren waren die Ansichten Bergh's und die meinigen dieselben.

Meinerseits hatte ich nun noch auf andere Vorgänge hingewiesen, welche in der Phylogenese der Ringelwürmer gewisse Eigenthümlich-

[1] Früher glaubte ich, dass das ganze Mesenchym nicht nur der Anneliden, sondern überhaupt aller höheren Thiere, so oder anders von den entsprechenden Gebilden der parenchymatösen Würmer abgeleitet werden könnte. Diese Ansicht habe ich jedoch aufgegeben und nehme somit meine frühere diesbezügliche Erklärung (1890 A) zurück. Ich halte es jetzt für richtiger, zwischen einem primären und einem secundären Mesenchym zu unterscheiden, wovon das letztere, von ganz anderer Ursprungsquelle ausgehend, in gewissen Fällen an die Stelle des ersteren getreten ist.

keiten dieser Thiere verursacht haben müssen. Von diesen Erklärungen will ich hier nur diejenigen erwähnen, die sich unmittelbar oder indirect auf das Cölothel oder dessen Derivate beziehen, um sie mit einigen nothwendigen Zusätzen zu versehen oder nach Umständen abzuändern.

Die Erweiterung der Gonadenhöhlen und ihre Verwandlung in die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle erkläre ich durch eine gesteigerte Aufnahme von Lymphe aus dem Parenchym behufs Ernährung der hier entstehenden Geschlechtsproducte. Die vom Darme gelieferte Nährflüssigkeit wird sich anfangs wahrscheinlich um den letzteren herum in einen umfangreicheren Sinus angesammelt haben, um sich von dort aus in lacunären Hohlräumen durch den Körper zu verbreiten. Diese Lacunen reducirten sich später und erhielten eine bestimmtere Anordnung in Folge der gegenseitigen Annäherung der peritonealen Wandung der sich erweiternden paaren und metameren Geschlechtsfollikel. Hieraus lassen sich weiter als eine mechanisch-topographische Folge die hauptsächlichsten Theile des typischen Gefäßsystems der Anneliden ableiten, nämlich die medianen Längsstämme und die intersegmentalen Ringgefäße, sowie auch der bei verschiedenen Formen noch vorkommende Darmsinus. Aus der vorgeschlagenen Erklärung ergiebt sich ferner der Umstand, dass das Gefäßsystem, dessen Hohlräume sich als Überreste der primären Leibeshöhle erweisen, ursprünglich keine eigenen Wandungen gehabt, sondern solche zuerst vom Mesenchym und nachher vom Cölothel erhalten haben muss. Von den primären Phagocyten der retroperitonealen Lymphe, in welcher sich später die Blutpigmente entwickelten, verwandelte sich vielleicht ein Theil zu Blutkörperchen, während die übrigen verschwanden. Andererseits ist aber auch der Ursprung der Blutzellen von secundären Phagocyten, die aus dem Cölomepithel austraten und die primären Wanderzellen ersetzten, denkbar[1].

[1] Die phylogenetische Herkunft der rothen Blutkörperchen von farblosen, primären oder secundären Phagocyten halte ich für sehr wahrscheinlich und stelle mir diesen Vorgang etwa in folgender Weise vor. Das Blutpigment dürfte ursprünglich als ein Nebenproduct der Darmthätigkeit entstanden sein und wurde, gelöst in der Nährflüssigkeit ähnlich wie heute noch im Blute der meisten Anneliden, für die Zwecke des Gasaustausches, d. h. also der Athmung, adaptirt. Nun befanden sich aber in derselben Flüssigkeit auch noch die Phagocyten, welche Dank der vielseitigen, chemischen Affinitäten ihres Protoplasmas diese Pigmente in sich aufgenommen und sich dadurch in respiratorische Elemente oder »Pneumocyten« verwandelt haben können. Auf diese Gedanken

Den Ursprung der Phagocyten des Cöloms, glaube ich, kann man sich so erklären, dass bei Überproduction von Geschlechtszellen, die sich vom Cölothel, dem ursprünglichen »Gonothel«, wie es Haeckel (1896) genannt hat, ablösten, die überschüssigen Elemente nicht das genügende Quantum Nährstoffe vorfanden, um zu voller Reife zu gelangen und, in den Follikelhöhlen amöbenartig herumwandernd, ihre ursprünglich auf die specifischen Nährstoffe gerichteten, chemotactischen Eigenschaften nach und nach erweiterten. Hier sei bemerkt, dass die amöboide Art des Ortwechsels der Geschlechtszellen bei einigen niederen Thieren, wie z. B. Cölenteraten, thatsächlich vorkommt. Es dürfte das eine der ältesten Eigenschaften der Propagationszellen sein, die wir unter Anderem auch bei gewissen colonialen Protozoen, z. B. *Protospongia*, antreffen, und eben so das ihnen innewohnende Bestreben, möglichst viel Nährstoffe zu absorbiren. Bei nicht genügendem Vorhandensein der letzteren in den Gonadenhöhlen könnte daher ein Theil der Geschlechtszellen allmählich dazu gelangt sein, Alles in sich aufzunehmen, was ihnen in den Weg kam: zunächst Geschwisterelemente, so mögen die specifischen Dotterzellen phylogenetisch entstanden sein, dann auch andere, zufällig losgelöste und absterbende Zellen und Gewebstheile, Stoffwechselproducte und endlich irgend wie von außen her eingedrungene Fremdkörper. Das mögen ungefähr die Momente gewesen sein, wie aus ursprünglichen Keimzellen die Cölomphagocyten und schließlich deren diverse, mit specielleren Functionen ausgestatteten Abkömmlinge hervorgegangen sein könnten. Von letzteren seien hier die fetthaltigen und ähnlichen Elemente der Anneliden erwähnt, welche den jungen Eiern die zur Production des Nahrungsdotters nothwendigen Stoffe zuführen und auch bei der Spermatogenese eine nutritive Rolle spielen, sodann die peritonealen Phagocytärorgane, die vielleicht so entstanden, dass an den betreffenden Stellen die bezüglichen Elemente sich vom Cölomepithel abzulösen aufhörten.

Was nun die secundäre Muskulatur angeht, so wären vielleicht deren phylogenetische Anfänge in folgender Weise denkbar.

brachte mich besonders die Thatsache, dass bei gefäßlosen Anneliden, wie z. B. den Capitelliden, Glyceriden und Polycirriden, ein Theil der freien Cölomzellen dasselbe Pigment enthalten, welches bei Anneliden mit geschlossenem Gefäßsystem in der Blutflüssigkeit gelöst ist und dem Hämoglobin der höheren Thiere jedenfalls sehr nahe steht (vgl. Eisig 1887, sowie meine kurze Mittheilung 1891).

Wie mir scheint, konnten die Elemente derjenigen Abschnitte des Follikelepithels, welche steril wurden und eine schützende Hülle für die reifenden Keimproducte bildeten, als Antwort auf den durch Überfüllung der Follikel mit Eiern oder Spermatozoen auf sie ausgeübten Reiz eine gesteigerte Contractilität ihres Protoplasmas ausgebildet haben, was morphologisch in ihrer Umgestaltung zu Epithelmuskelzellen seinen Ausdruck gefunden haben dürfte. Die letzteren mögen dann anfangs durch die Contractionen ihrer an der Follikeloberfläche ausgebreiteten Muskelfortsätze bei der Entleerung der Geschlechtsproducte behilflich gewesen sein. Später aber, als die Wandungen der benachbarten, erweiterten Follikelhöhlen sich fest an einander gelegt oder sich an den Darm und die äußere Körperwand angepresst hatten, wurde die Ausübung der eben angedeuteten Function unmöglich, so dass die meisten jener Epithelmuskelzellen ihre Muskelfortsätze wieder einbüßten. Die letzteren blieben nur dort erhalten, wo sich die betreffenden Zellen an die subdermale, primäre Längsmuskulatur anlehnten, welche sie zunächst in ihrer Thätigkeit unterstützten, um sie dann endlich ganz zu verdrängen.

Wie das Fehlen specieller Kopfsomite in der Ontogenese der Ringelwürmer zu deuten wäre, habe ich bereits erwähnt.

Den besten Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Auffassung von der phylogenetischen Bedeutung des Cölothels würde der Fall abgeben, wo die Mesodermstreifen ontogenetisch in der Bildung der Keimdrüsen des ausgebildeten Thieres ganz und gar aufgingen. Diese Forderung scheint mir nun in der Organisation von *Dinophilus*, wie es die Untersuchungen von Harmer (1889) und Schimkewitsch (1895) gezeigt haben, fast in ihrem vollen Umfange verwirklicht zu sein. Bei dieser eigenthümlichen Wurmgattung bleibt vor der Hand bloß noch unentschieden, ob die beiden ventralen Längsmuskeln vom primären Mesenchym oder vom Epithel der Geschlechtssäcke herrühren. Das Cölom aber ist hier ausschließlich durch die umfangreiche Gonadenhöhle repräsentirt.

Bei beiden Arten von *Dinophilus*, welche die genannten Autoren untersucht haben, entstehen die Gonaden aus zwei soliden Zellstreifen. Im ausgebildeten Zustande stellen dieselben ein Paar lange Säcke vor, die unter dem Darme theilweise mit einander verbunden sind. Außerdem finden wir bei den weiblichen Thieren eine Untereintheilung der seitlichen Partien der Gonadenhöhlen in zwei Paar symmetrische Kammern. Dieser Befund könnte nun als gutes Argument zu Gunsten der von mir (1890 A) ausgesprochenen Vermuthung

erscheinen, dass die Vorfahren der Anneliden ebenfalls bloß ein Paar langgestreckter Sackgonaden besessen hätten, die sich ursprünglich am hinteren Körperende nach außen öffneten und erst secundär in metamere Theilstücke zerfielen.

Allein ich muss gestehen, dass ich damals folgenden wichtigen Umstand ganz außer Acht gelassen habe. Obgleich die Mesodermstreifen der Anneliden in der That am Hinterende des Embryos angelegt werden und, nach vorn auswachsend, zunächst die Gestalt eines Paares langgestreckter Gebilde erhalten, so ist das dennoch eigentlich kein genügender Grund für die Annahme, dass ein solcher Process auch phylogenetisch stattgefunden haben müsse. Es liegt hier viel eher ein für den gesammten Rumpfabschnitt der Ringelwürmer allgemein gültiger, ontogenetischer Entwicklungsmodus vor, dass sich nämlich die Bildungsherde der verschiedensten Organgruppen, die sich nachher durch den ganzen Körper ausdehnen, am zukünftigen Hinterende concentrirt haben. Wie wir sahen, entwickelt sich das Cölothel der Anneliden in den meisten Fällen aus einem Paar Urmesoblasten, die den übrigen, sogenannten äußeren Teloblasten vollkommen analog sind. Aus den von diesen producirten Zellstreifen gehen nun die Primärmuskeln, das Bauchmark und gelegentlich sogar das definitive Hautepithel hervor, mit einem Worte lauter Gebilde, die ursprünglich jedenfalls nicht bloß am hinteren Körperende, sondern in der ganzen Längenausdehnung des Rumpfes in situ entstanden waren. Daher ist es viel wahrscheinlicher, dass auch den Processen, welche in der Ontogenese der Anneliden die Bildung des Cölothels einleiten, nur die Bedeutung einer teloblastischen Entwicklungsweise zukommt.

Somit würde denn Kleinenberg Recht gehabt haben, als er im erwähnten Briefe seine Zweifel ausdrückte, ob die Urmesoblasten »wirklich so ursprüngliche Elemente« seien, wie das Hatschek, Rabl und ich geglaubt hatten.

Im Einklange mit den vorhergehenden Erörterungen bin ich jetzt der Meinung, dass das primäre Keimgewebe, von welchem das cölomatische Mesoderm der Anneliden abstammt, ursprünglich an verschiedenen Stellen des Körpers auftrat. Dabei wird es bei den Vorfahren der Ringelwürmer wahrscheinlich aus Zellen bestanden haben, die während einer gewissen Periode den Elementen des Ectoderms beigesellt waren und von hier aus nachher in das Mesenchym immigrirten, um in demselben nicht bloß ein Paar, sondern eine viel

bedeutendere Anzahl von Gonaden zu erzeugen. Dem entsprechend würde die Vielzahl und die unregelmäßige Anordnung der Keimdrüsen bei Plattwürmern und Nemertinen eine primäre Erscheinung sein, und dieser Umstand würde seinerseits die folgende Abänderung in meiner früheren Ansicht über den Ursprung der Metamerie bedingen. Sie entstand wahrscheinlich nicht in Folge der Gliederung eines einzigen Paares langgestreckter Geschlechtsdrüsen in segmentale Folgestücke, sondern durch regelmäßige, bilateralsymmetrische Vertheilung vieler kleinerer, einst diffus und vollkommen selbständig aufgetretener Gonaden.

Im ersten Theile seines Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie führte auch Lang (1888) die Idee durch, dass in der Entwicklung der Ringelwürmer fast alle mesodermalen Organe in einem am hinteren Körperende gelegenen Blastomerenpaare, d. h. den Urmesoblasten, concentrirt seien. Dieselben mit den Neuroblasten vergleichend, fand er es ebenfalls zweifelhaft, dass das ganze Mesoderm aus irgend welchen einfachen Organen (Cölomtaschen) oder Zellgruppen (ähnlich den Urmesoblasten) der ursprünglichen, gastrulaartigen Metazoen phylogenetisch hervorgegangen sei. Im Hinblick auf die Entwicklungsweise der Mesodermgebilde bei Cölenteraten war Lang im Gegentheil geneigt, wie Balfour und Kleinenberg anzunehmen, dass die verschiedenen Componenten des sogenannten mittleren Keimblattes unabhängig von einander, die einen aus dem Ectoderm, die anderen aus dem Entoderm entstanden seien. Über die Bedeutung der secundären Leibeshöhle kam Lang hier noch zu keinem endgültigen Schlusse, obschon er einen Vergleich der Gonadenhöhlen der niederen Würmer mit den segmentalen Cölomkammern der höheren Formen immerhin als möglich zugab. Nach dem Erscheinen meiner Abhandlung (1890 A) aber theilte mir Lang mit, dass ihm der in derselben versuchte Nachweis der Homologie der Cölomsäcke der Anneliden mit den Gonaden turbellarienähnlicher Thiere sehr sympathisch sei, jetzt noch mehr als damals, wo ich in Neapel ihm gegenüber diese Ansicht zum ersten Mal aussprach. Dem entsprechend hat denn auch nachher Lang im dritten Theile seines Lehrbuchs (1894) diese Grundidee bei der phylogenetischen Deutung des Perikards der Mollusken wirklich in Anwendung gebracht.

Dabei muss ich jedoch hier hinzufügen, dass inzwischen die Arbeit Thiele's (1891) erschienen war, in welcher der Verfasser bei einem Vergleiche der Organisation der Mollusken, Anneliden und

Turbellarien in sehr bestimmter Weise dafür eintrat, dass das Cölom der beiden erstgenannten Thiergruppen den Geschlechtsdrüsen der letzten homolog sei und von denselben abstamme. Thiele nahm nun auch als Ausgangspunkt für die Verhältnisse bei den Ringelwürmern ein einziges Paar langer Sackgonaden an, die sich vermuthlich in Folge eines ähnlichen Differenzirungsprocesses, wie er bei den niederen Mollusken, den Amphineuren, eingetreten sei, in viele metamere Abtheilungen gegliedert hätten. Bei den Mollusken aber habe sich die ursprüngliche paare, secundäre Leibeshöhle in einen vorderen, geschlechtlichen Abschnitt (die Höhlen der Geschlechtsdrüsen) und einen hinteren, excretorischen Abschnitt (die Pericardialhöhle nebst den Metanephridien) gesondert. Ich für mein Theil glaube nun nicht, dass die Mollusken in dieser Beziehung einen ursprünglichen Zustand repräsentiren.

Oben hatte ich erwähnt, dass Hatschek auch jetzt noch (1888—1891, 1894) an seiner ursprünglichen Ansicht festhält, die mit ihm auch Haeckel (1896) theilt, dass nämlich die secundäre Leibeshöhle der höheren Thiere von den Gonadenhöhlen der niederen Thiere abstamme. Zugleich aber können sich beide Autoren immer noch nicht vom Einflusse der Hertwig'schen Cölomtheorie (1881) frei machen und behaupten, dass die Geschlechtsfollikel anfangs als Ausstülpungen des Archenterons entstanden seien. Sie leiten das Cölom also wiederum in letzter Instanz vom Entoderm ab. Speciell auf die Anneliden lässt sich aber diese Auffassung absolut nicht anwenden, wie das schon verschiedentlich nachgewiesen worden ist.

Nach wie vor nimmt Hatschek auch in seinem Lehrbuch der Zoologie als Vorfahren der Anneliden das hypothetische Trochozoon an und sucht dasselbe unmittelbar von den Ctenophoren abzuleiten. Seiner Ausführung nach soll sich da die secundäre Leibeshöhle mit ihren epithelialen Wänden durch Abschnürung derjenigen Theile des cölenterischen Apparates gebildet haben, in denen sich die Keimdrüsen befunden hätten: er führt zu Gunsten dieser Auffassung die von Hertwig (1880) und Samassa 1892, 1893) bestrittene Angabe Chun's (1880, an, dass bei den Ctenophoren die Geschlechtszellen aus dem entodermalen Epithel der Gastralcanäle ihren Ursprung nehmen sollen.

Auch Korschelt & Heider vertreten in demjenigen Theile ihrer vergleichenden Embryologie, welcher die Phylogenie der Mollusken behandelt (1893), die Meinung, dass die Pericardialhöhle dieser Thiere und die Segmenthöhlen der Anneliden den Gonaden-

höhlen der Turbellarien homolog seien, wobei sie ebenfalls die alte Ansicht beibehielten, dass das Keimgewebe und das demselben entsprechende cölomatische Mesoderm, sowie auch das Mesenchym vom Entoderm ausgegangen seien.

Was für eine Stellung zu der uns beschäftigenden Frage Wilson gegenwärtig einnimmt, ist mir nicht bekannt. In seiner Arbeit über die Entwicklung von *Lumbricus* (1889) aber, sowie auch schon früher, theilte er die Ansicht Sedgwick's (1884), welcher die metameren Cölomabschnitte der segmentirten Bilaterien als abgeschnürte Seitenkammern des cölenterischen Apparates actinienartiger Thiere aufgefasst hatte. Und auch Lang hatte seiner Zeit eine ähnliche Hypothese ausgesprochen, die er aber schon längst wieder aufgegeben hat. Im Grunde genommen waren alle diese Versuche nichts Anderes als Modificationen der Hertwig'schen Cölomtheorie. Im Hinblick auf diese Theorien einerseits, sowie andererseits die verschiedenen Angaben von einer ectodermalen Herkunft der Urmesoblasten bei Anneliden berücksichtigend, fand nun Wilson, dass nach genauerer Prüfung der Beziehungen der besagten zwei Urzellen des Mesoderms zu den Rändern des Blastopors sich die Sache vielleicht doch noch anders gestalten dürfte. In seiner Abhandlung über die Entwicklung von *Nereis* (1892) kam er denn auch wirklich zu demselben Schlusse, wie ich (1890), dass die Teloblasten des Cöloths eigentlich weder vom äußeren, noch vom inneren Keimblatte abstammen.

Diese Schlussfolgerung gestattet uns weiter, die Homologie der Mesodermstreifen der Anneliden und des Cöloths derjenigen Thiere, bei welchen in der Ontogenese das bezeichnete Embryonalgewebe unter der Form von Ausstülpungen des Urdarmes entsteht, aufrecht zu erhalten. Daraus folgt nun aber noch nicht, dass der zweite Bildungsmodus des secundären Mesoderms die Bedeutung eines phylogenetisch ursprünglichen Vorganges hätte, wie es diejenigen Autoren behaupteten, welche in den Mesodermstreifen und den metameren Somiten bloß eine Abkürzung der Entwicklung des Cöloths aus hohlen Aussackungen des Archenterons erblickten. Meiner Meinung nach ist der letztere ontogenetische Vorgang im Gegentheil eine Vereinfachung des ersteren.

Als Aussackungen bestimmter Theile der Urdarmwände entsteht das Cölomepithel bekanntlich bei Echinodermen, Brachiopoden, Chätognathen, Enteropneusten und gewissen Chordaten. Alles das sind nun gewiss keine primitiven Thiere. Dann aber ist die Frage gerechtfertigt, warum wir denn gerade den bei diesen Thieren

beobachteten Entwicklungsmodus des Cölothels für den ursprünglichen halten sollen. Vielleicht bloß desshalb etwa, weil er als mechanisches Geschehen uns einfacher erscheint und an die Gastrulabildung durch Invagination erinnert? Allein auch im letzteren Falle können wir nicht einmal mit Bestimmtheit behaupten, dass eben dieser Process und nicht irgend ein anderer die Bildung der beiden Primitivorgane, des Ecto- und Entoderms, der Urmetazoen verursacht haben müsse.

Andererseits ist es nicht zu bestreiten, dass die Ringelwürmer denjenigen ursprünglicheren Thieren, bei welchen das Cölothel als solches zuerst in Erscheinung trat, jedenfalls bedeutend näher stehen, als die oben aufgezählten Thiere. Und daher werden wir denn auch in der Embryologie der Anneliden viel eher sicherere Hinweise auf die ersten phylogenetischen Anfänge des secundären Mesoderms erwarten dürfen.

Einen recht gelungenen Versuch, die beiden verschiedenen Entwicklungsprocesse, welche wir bei der Bildung des Cölothels beobachten, auf einander zurückzuführen, verdanken wir Rabl (1889). Seiner Auffassung nach hätten sich bei den obengenannten Thieren die Urmesoblasten während der Invagination des Entoderms den Elementen des letzteren beigesellt. Zwischen denselben verharrend, geben sie dann durch fortgesetzte Theilung zwei symmetrisch gelegenen, epithelialen Platten den Ursprung, die überall continuirlich in das Epithel des Archenterons übergehen und somit eine Zeit lang als seitliche Theile der Urdarmwände erscheinen. Diese mesodermalen Abschnitte des Urdarmes sind es nun, die sich nachher ausstülpen, abschnüren und die Cölomsäcke bilden.

Ohne Rabl in seinen übrigen Anschauungen über das Mesoderm beizustimmen, hatte ich doch den eben referirten Erklärungsversuch bereitwilligst acceptirt. Da Rabl bekanntlich das gesammte Mesoderm vom unteren Keimblatte ableitete, so brauchte er nicht nach Gründen zu suchen, wie eigentlich die Urmesoblasten in das Entoderm gelangt seien. Bei meiner Auffassung aber wird eine Erklärung dafür unerlässlich.

Meiner Ansicht nach befanden sich die Urgeschlechtszellen, von welchen das secundäre Mesoderm phylogenetisch abstammte, ursprünglich zwischen den Elementen des äußeren Keimblattes. Von da aus rückten sie später in die Tiefe, einerseits um während der Reifung mehr geschützt zu sein, andererseits aber, und das wird wohl die wichtigere Ursache gewesen sein, behufs einer vollkommeneren

Ernährung, wesshalb sie in die Nähe des Darmes verlegt werden mussten. So sehen wir, dass sich die die Gonaden liefernden Urgeschlechtszellen bei den niederen Würmern im primären Mesenchym befinden, in dessen lacunäre Räume vom Verdauungscanal her die Nahrungssäfte übertreten. Bei anderen Thieren hatten die Propagationselemente ihre Wanderung noch weiter in die Tiefe fortgesetzt, bis sie endlich ganz in das Entoderm eingedrungen waren und die hier vorbereiteten Nährstoffe so zu sagen aus erster Hand erhalten konnten. Auch heute noch findet ein ganz ähnlicher Vorgang bei den Cölenteraten statt, wie das zuerst KLEINENBERG (1881 A) für *Eudendrium* festgestellt hatte, wo unter seinen Augen die jungen Keimzellen aus dem Ectoderm auswanderten und, die Stützlamelle durchdringend, in das Entoderm übersiedelten. Nachdem sie sich hier mit genügendem Nahrungsvorrath versehen hatten, kehrten die Zellen wieder in das äußere Blatt zurück, um dort die Gonaden herzustellen. Diese Beobachtung KLEINENBERG's hat nachher WEISMANN (1883) noch für eine ganze Reihe anderer Hydrozoen bestätigt. Auf die von KLEINENBERG mitgetheilte Thatsache hin hatte schon BALFOUR (1881) die Ansicht ausgesprochen, dass die Geschlechtselemente bei den Cölenteraten ursprünglich überhaupt im Ectoderm entstanden seien, und dass das Vorkommen der Geschlechtsdrüsen im inneren Keimblatte, wie wir das bei einem Theile dieser Thiere vorfinden, als eine spätere Anpassung aufzufassen wäre.

Im Hinblick auf das Vorhergehende wird die zweifache Bildungsweise des Cölothels aus Elementen, die in der Ontogenese bald im äußeren bald im inneren Keimblatte auftreten, weniger sonderbar erscheinen, vorausgesetzt, dass wir für das secundäre Mesoderm die phylogenetische Bedeutung eines Urgeschlechtsgewebes gelten lassen wollen. Dann kann man sich das Auswachsen des letzteren zu einem Paar seitlich in das Urdarmepithel eingefügter Platten als einen ursprünglich teloblastischen Entwicklungsprocess vorstellen, ähnlich demjenigen Vorgange, wie bei einigen Anneliden aus den äußeren Teloblasten zusammenhängende Zellstreifen entstehen, die eine Zeit lang im einschichtigen Ectodermepithel, einen Theil desselben bildend, verharren.

Den von mir vertretenen Anschauungen über die ursprüngliche Bedeutung des cölomatischen Mesoderms schloss sich zum Theil auch CHOLODKOWSKY (1892) an. Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer echten, secundären Leibeshöhle und der Entwicklungsweise des Mesoderms unterschied er Enterocölier und Genitocölier sowie als phylogenetische Vorstufe der letzteren Acölier. In der ersten

Gruppe vereinigte er alle diejenigen Thiere, bei welchen das Cölothel durch Abschnürung hohler Aussackungen des Archenterons entsteht, die als Homologa seitlicher Theile des cölenterischen Apparates der Cölenteraten aufgefasst werden müssten. Zur zweiten Gruppe zählte Cholodkowsky die Anneliden, Arthropoden etc. und erklärte den Ursprung des Mesoderms dieser Thiere durch Differenzirung des primären »Geschlechtsparenchyms« der niederen Würmer, welche die dritte Gruppe bilden. Dass ich mit den Grundprincipien einer solchen Classification nicht einverstanden sein kann, ist nach allem Vorhergehenden von selbst verständlich. Darum will ich hier nur bemerken, dass Cholodkowsky, obgleich er das Mesoderm im Allgemeinen bloß als ein collectives Gebilde auffasste, welches den beiden primären Keimblättern nicht gleichwerthig und keineswegs überall homolog sei, dennoch dessen Bedeutung als eine »structure fondamentale indépendante« zu sehr unterstrichen hat. Wie wir gesehen haben, hat das Mesoderm bei den Ringelwürmern keine derartig selbständige, einheitliche Bedeutung; dasselbe auch für alle übrigen Thiere nachzuweisen, dürfte am Ende nicht schwer fallen.

Goodrich (1895) endlich hat meine theoretischen Betrachtungen über das Mesoderm der Anneliden vollkommen acceptirt und sie in Bezug auf die verschiedenen Thiergruppen im Einzelnen durchgeführt. Wesentlich verschieden von der meinigen ist bei ihm bloß die Erklärung gewisser Specialfragen aus der Phylogenese der Excretionsorgane, worauf ich hier nicht näher eingehen will.

Vor einiger Zeit nun erschien eine Arbeit Faussek's über die Entwicklung der Cephalopoden (1897), wo er zum Schlusse, in einem besonderen Capitel: »Was ist das Cölom«, gegen die Idee, dass das cölomatische Mesoderm vom Urgeschlechtsgewebe der ursprünglichsten Metazoen abstamme, sehr energisch zu Felde zog.

Vor Allem wäre Folgendes zu bemerken. Wenn Faussek sagt, dass der bekannte, zuerst von Hatschek ausgesprochene Gedanke durch mich »zu einer ganzen Theorie ausgebaut«[1] worden sei, und dabei außer Hatschek und mir weiter Niemand erwähnt, so erweist er sich als sehr ungerecht gegen alle diejenigen Forscher, die sich ebenfalls am Ausbau dieser Theorie betheiligt haben. Wie wir sahen, hat die Frage, ob das Cölothel der höheren Thiere mit den Gonaden

[1] Die hier in Anführungszeichen citirten Stellen sind nach der russischen Arbeit Faussek's übersetzt.

der niederen Würmer vergleichbar sei und von den Urkeimzellen der ältesten, vielzelligen Thiere abgeleitet werden könne, ihre recht umfangreiche Geschichte. In der einschlägigen Litteratur haben wir unter Anderem die große Abhandlung Thiele's (1891), in welcher der Verfasser diese Frage im positiven Sinne speciell für die Mollusken entscheidet, also gerade für jene Thiergruppe, deren höchste Vertreter Faussek entwicklungsgeschichtlich behandelt. Außerdem treffen wir dieselben Ansichten über das Cölothel, i. e. das Perikard der Mollusken, wie sie Thiele vertritt, z. B. noch in den Lehrbüchern von Korschelt & Heider (1890—93) und Lang (1888—94), sowie auch bei Goodrich (1895) an. Daher finde ich es zum mindesten sonderbar, dass Faussek ausschließlich meinem Aufsatze (1890 A) und einer von meinen kurzen, vorläufigen Mittheilungen (1890 B) die Ehre zugedacht hat, an denselben seine Kritiktalente zu versuchen. Nun gut, ich nehme die Forderung an.

Faussek behauptet, dass die besagte Theorie »den embryologischen Thatsachen widerspricht« und »in der Embryologie der Arthropoden und Mollusken nicht die geringste Bestätigung findet«. Als Beweis dafür bringt er jedoch bloß die sowohl mir als auch Allen längst bekannte Thatsache vor, dass bei gewissen Cölomaten »die Anlagen der Geschlechtsdrüsen nicht aus dem Mesoderm und auch nicht aus dem Peritonealepithel entstehen«, sondern in der Ontogenese gleichzeitig mit diesen Gebilden oder sogar früher als dieselben unmittelbar aus dem Blastoderm oder den Furchungszellen hervorgehen. Es ist das dieselbe Erwiderung, wie sie mir Kleinenberg in seinem Briefe gemacht hat, indem er auf *Sagitta* hinwies. Außer diesem Beispiele führt nun Faussek noch »*Lernaea, Phalangium*, den Scorpion, verschiedene Insecten, *Loligo* und *Sepia*« an, sowie noch einige Hinweise auf einen selbständigen Ursprung der Keimzellen bei Vertebraten.

Von allen diesen Beispielen verdienen die Arthropoden jedenfalls am meisten Beachtung. Thatsächlich bildet sich bei verschiedenen Vertretern aus dieser Gruppe die Gonadenanlage bereits sehr früh aus dem Blastoderm und somit unabhängig nicht nur vom Mesoderm, sondern auch von den Keimblättern überhaupt. Allein auf diese Erwiderung brauche ich nicht einmal selbst zu antworten, da die angeführte Thatsache schon durch Schimkewitsch (1896) ihre richtige Beleuchtung erfahren hat. Die betreffenden Facta aus der Entwicklung der Copepoden zusammenstellend, wies er in durchaus überzeugender Weise den allmählichen Übergang von der Bildung

der Urkeimzellen und des Mesoderms aus gemeinsamer Anlage, sogar aus ein und derselben Zelle, zur selbständigen Entstehung der ersteren nach und zog daraus den folgenden, vollkommen richtigen Schluss: »Jedenfalls kann die Entwicklungsweise der Genitalzellen, welche wir bei den Copepoda parasitica beobachten, nicht für die primäre gehalten werden: sie stellt eine vollkommen ähnliche teloblastische Modification einer anderen Entwicklungsweise vor, wie die Entwicklung des Entoderms bei *Notophorus* oder des Mesoderms bei den freilebenden Copepoden.« Warum jedoch Faussek in seiner Arbeit die eben citirte Erklärung Schimkewitsch's mit keinem Worte erwähnt hat, kann ich nicht wissen.

Eine derartige Lage der Sache bei den bezeichneten Crustaceen erklärt uns nun nicht nur jenes eigenthümliche Verhalten bei den übrigen erwähnten Arthropoden, sondern giebt uns zugleich einen guten Anhaltspunkt zur Beurtheilung aller ähnlichen Befunde überhaupt. Sie entkräftigt die ganze Argumentation, die, wie Faussek offenbar glaubte, unsere Theorie mit einem Schlage vernichten musste. Allein wir wollen die Streitmittel, deren sich unser Gegner zu bedienen gedachte, doch etwas näher in Augenschein nehmen. Als solche sollten ja auch die Mollusken herhalten.

Faussek fand nämlich bei den Embryonen der Cephalopoden mitten zwischen den »gewöhnlichen Mesodermzellen« eine besondere Gruppe von Elementen, welche »am Präparate als ein hellerer Fleck in die Augen fällt«. Er behauptet nun, dass »wir in dieser Gruppe von großen, hellen Zellen, die sich schon in sehr frühem Stadium im Mesoderm differenzirt, die Anlage der Geschlechtsorgane erblicken müssten«, obgleich es ihm auch nicht gelungen sei, deren Verwandlung in die Keimdrüse späterer Stadien ganz »lückenlos« zu verfolgen. Nach des Verfassers Aussage soll »die beschriebene Zellgruppe bei *Loligo* im Allgemeinen einen außerordentlich ähnlichen Eindruck hervorrufen wie die Gonadenanlage bei *Phalangium*«, und »das stelle deren Bedeutung als Gonadenanlage fast außer Zweifel«. Und da nun »bei *Phalangium*, wie beim Scorpion und bei Insecten, sich die Geschlechtszellen schon im Blastoderm differenziren und von dort aus in das Mesoderm einwandern«, so giebt diese Thatsache Faussek zu der Annahme Veranlassung, dass dasselbe auch bei den Cephalopoden geschehe. Dennoch aber fügt er hinzu, dass sich die bezeichneten Zellen bei *Loligo* in dem Stadium, »wo er sie zuerst bemerkte, im Mesoderm, oder zwischen dem Mesoderm und dem Dotter, jedoch in der Nähe der Körperoberfläche befanden«. An

einer anderen Stelle heißt es dann weiter, dass die großen Zellen, »indem sie der Hüllmembran des Dotterorgans unmittelbar anliegen und dieselbe sogar ein wenig vor sich vorwölben, ... gleichsam in einer kleinen Vertiefung des Dotters gelegen sind«. Es fragt sich nun, wo sind denn da eigentlich die so intimen Beziehungen zur Körperoberfläche, die uns auch nur den geringsten Grund zur Annahme geben könnten, dass sich die Gonadenanlage vom Blastoderm abgelöst haben sollte? Dazu befindet sich hier zwischen beiden noch eine Schicht von Mesodermzellen, wie das auf Fig. 45 und 46 ganz deutlich zu sehen ist. Allerdings sagt FAUSSEK: »vielleicht würde eine darauf hinzielende Untersuchung von Flächenpräparaten uns dazu verhelfen, ein noch früheres Auftreten dieser Zellen zu entdecken«. Doch folgt eben aus diesen Worten, dass der Verfasser keine solchen Präparate gehabt hat. Allein das hält ihn nicht davon ab, gleich darauf mit der folgenden, weitgreifenden Verallgemeinerung vorzutreten: »Eine derartige überraschende Ähnlichkeit der Gonadenanlage bei Thieren, die im System so weit von einander entfernt stehen [d. h. offenbar, wie die Cephalopoden und Arthropoden], ruft den Gedanken hervor, dass diese Entwicklungsweise eine allgemeine Bedeutung habe und auch bei den übrigen Thieren vorhanden sein muss.« Auf die bloße Analogie mit gewissen Arthropoden hin spricht also FAUSSEK eine Vermuthung bezüglich der Cephalopoden aus und tischt uns dann sofort dieselbe Vermuthung als eine feststehende Thatsache auf. Eine solche Beweisführung nennt man, wenn ich nicht irre, einen Circulus vitiosus[1].

Wie mir scheint, hat FAUSSEK also die Unhaltbarkeit meiner Ansichten noch keineswegs bewiesen. Was aber die Mollusken anbelangt, so bildet die Ontogenese derselben nach wie vor eine Stütze für meine Auffassung; dagegen steht die Verallgemeinerung, zu welcher sich FAUSSEK auf Grund seiner unvollständigen Beobachtungen an Cephalopoden hinreißen ließ, im Widerspruch zu den meisten bisherigen Untersuchungen, denen zufolge bei den übrigen Mollusken die Geschlechtsdrüsen sich aus den Wandungen des

[1] Zusatz. Höchst fatal ist der folgende Umstand. Nach neueren Untersuchungen von SCHIMKEWITSCH (1898) hat sich nämlich herausgestellt, dass der vielgenannten Zellanhäufung bei *Phalangium*, welche FAUSSEK für die Gonadenanlage ausgiebt, diese Bedeutung gar nicht zukommt. Dem Cumulus primitivus der Spinnenembryonen entsprechend, liefert dieselbe zunächst Vitellophagen, bleibendes Entoderm und Mesoderm, und was dann noch übrig bleibt, bildet erst die Genitalanlage.

Pericards entwickeln, also aus dem Cölothel. Aus den Beobachtungen Fausser's ist eben nur ersichtlich, dass sich bei *Loligo* und *Sepia* mitten im Mesoderm eine besondere Zellgruppe, wahrscheinlich die Gonadenanlage, ziemlich früh unterscheiden lässt, und weiter gar nichts.

Mit Fausser's Theorie, wonach die ursprüngliche Bedeutung der Cölomhöhlen diejenige von Excretionsorganen gewesen sei, will ich mich gar nicht lange aufhalten. Niemand zweifelt daran, dass zu phagocytären Organen umgestaltetes Peritoneum und manchmal auch ganze Abschnitte der secundären Leibeshöhle in gewissem Sinne die Rolle von excretorischen Apparaten übernehmen können. Dass jedoch sämmtliche cölothelialen Gebilde von den Excretionsorganen »der Plattwürmer, z. B. der Nemertinen abstammen sollten, und das ganze Cölomhöhlensystem von den Binnenräumen der Protonephridien seinen Ursprung genommen hätte, daran mag glauben, wer will, nur nicht ich. Einen ganz ähnlichen Gedanken hatte bekanntlich schon vor langer Zeit Lankester (1873) ausgesprochen und an *Phyllirrhoe* als Beispiel zu erläutern versucht. Doch gab er denselben sehr bald auf (1875), als in Folge der Ausführungen Metschnikoff's (1874) die alte Idee Leuckart's, die Leibeshöhle der höheren Thiere mit peripheren Abschnitten des Gastralsystems der Cölenteraten zu vergleichen, wieder zur Geltung gelangte. Später hatte dann auch noch Ziegler (1885) in seiner Arbeit über *Cyclas* darauf hingewiesen, dass die Pericardialhöhle der Mollusken und die Segmenthöhlen der Anneliden sich zu den resp. Metanephridien ganz eben so verhielten, wie bei der Schalen- und Antennendrüse der Crustaceen das Endbläschen zum ausführenden Canal sich verhält, dass also das Perikardialbläschen nichts weiter als ein Theil der Niere sei. Eine Erwähnung dieser Erklärungsversuche Lankester's und Ziegler's wäre gewiss wohl recht und billig gewesen, wenn nun doch einmal dieselbe Grundidee zu einer ganzen Theorie ausgebaut« werden sollte. Fausser aber scheint das für überflüssig gehalten zu haben.

Indem ich also mit Schimkewitsch (1896) das frühzeitige Auftreten der Urkeimzellen unabhängig von der Cölothelanlage als eine teloblastische Entwicklungsweise auffasse, will ich zur Erläuterung, wie etwa eine derartige Sonderung zu Stande gekommen sein dürfte, die folgenden Betrachtungen hier hinzufügen.

Im Lehrbuch der Zoologie der Wirbelthiere von Polejaeff & Schimkewitsch (1891) finden wir die Bemerkung, dass die Leibes-

höhle von *Balanoglossus*, obgleich ein parenchymatöses Gewebe dieselbe ausfüllt, dennoch ein Cölom sei; das Vorhandensein von hohlen, nach demselben Typus wie bei den Nemertinen gebauten Gonaden aber neben dem Cölom widerspreche der allgemein acceptirten Hypothese von der Bedeutung des Cöloms als erweiterter Geschlechtshöhlen. Im Hinblick darauf jedoch, dass auch hier die Geschlechtsorgane sich auf Kosten der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle entwickeln, ist dieser Widerspruch nicht so groß, wie es auf den ersten Blick scheint. Natürlich hat in ähnlichen Fällen, und deren giebt es nicht wenige, wo die Geschlechtsproducte in Gonaden entstehen, die sich vom Peritonealepithel gesondert haben und außerhalb des Cöloms liegen, dieses seine ursprüngliche Bedeutung einer Geschlechtshöhle eingebüßt. Allein dieser Umstand sowie auch der, dass in gewissen Segmenthöhlen bei Anneliden keine Geschlechtsproducte mehr gebildet werden, ändert principiell an der Sache noch nichts. Es sind uns auch bei den Ringelwürmern Beispiele bekannt (Oligochäten, Hirudineen), wo sich die definitiven Gonadenkammern zum Theil oder vollständig von der allgemeinen Leibeshöhle abgliedern. Eine derartige Sonderung der Gonaden vom Cölothel mag sich phylogenetisch auf immer früheren Entwicklungsstufen vollzogen haben, bis sie schließlich die Form einer selbständigen, teloblastischen Entwicklungsweise aus Elementen des Blastoderms oder sogar aus einer einzigen, bestimmten Blastomere am Ende des Furchungsprocesses angenommen hatte.

Zum Schlusse möchte ich nun erklären, dass ich bisher keinen triftigen Grund kennen gelernt habe, der mich dazu bestimmen könnte, meine Ansichten über das cölomatische Mesoderm nicht nur der Anneliden, sondern auch aller der Thiere überhaupt, die eine echte secundäre Leibeshöhle besitzen, zu ändern. Meiner Auffassung nach hat das Mesoepithel oder Cölothel im Gegensatze zum primären Mesenchym überall die phylogenetische Bedeutung eines Primitivorgans ähnlich dem äußeren und inneren Keimblatte und nahm seinen Ursprung von den Propagationszellen der ältesten vielzelligen Thiere.

Nachträge.

Kurz vor Beendigung des Druckes der russischen Ausgabe meiner Arbeit sandte mir Prof. H. Eisig freundlichst einen Separatabdruck seiner »Entwicklungsgeschichte der Capitelliden« (1898) zu, die eine äußerst werthvolle Ergänzung zu seiner schönen Monographie dieser Wurmgruppe bildet. Die Abhandlung enthält eine Fülle von überaus interessanten Thatsachen und theoretischen Betrachtungen über die Morphologie und Phylogenie der Anneliden, die zum Theil auch ganz allgemein von größter Bedeutung sind. Auf Alles das hier einzugehen, würde mich natürlich zu weit führen, und so will ich mich denn darauf beschränken, auf die wesentlichsten Punkte aus der Mesodermfrage hinzuweisen, in denen unsere Anschauungen übereinstimmen oder aus einander gehen.

Durch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Capitelliden gelangte auch Eisig zum Schluss, dass das secundäre Mesoderm oder der »Cölomesoblast« durchaus unabhängig von Ecto- und Entoderm, direct aus Blastomeren entsteht. Auf diesen Befund hin, sowie in Folge allgemeinerer, auf ausgedehnte Vergleiche der Ringelwürmer mit anderen Thieren begründeter Betrachtungen schließt sich der Verfasser vollkommen der Ansicht an, dass der Cölomesoblast in der Phylogenie die Bedeutung eines Geschlechtsgewebes gehabt haben müsse und aus den Urkeimzellen der ersten Metazoen hervorgegangen sei.

Außerdem unterscheidet Eisig noch ein anderes Mesoderm, welches er Pädomesoblast nennt. Seiner Darstellung nach liefert dieses Embryonalgewebe ausschließlich Larvenmuskeln, von denen nur ein sehr unbedeutender Theil im präcerebralen Kopfabschnitte in die Organisation des ausgebildeten Thieres mit hinübergenommen werde. Alle übrigen bleibenden Muskeln sollen dagegen vom Cölothel herrühren. Die Beobachtung, dass auch der Pädomesoblast aus einem Paare von Polzellen entsteht, die ebenfalls schon während der Furchungsperiode auftreten, veranlasst Eisig zu der Schlussfolgerung, dass die beiden Mesoblaste eigentlich bloß eine phylogenetisch frühe Sonderung ein und derselben morphologischen Einheit in zwei Theile seien, von welchen der eine die Bildung larvaler, der andere diejenige definitiver Gewebe übernommen hätte. Demnach müsse der Pädomesoblast, indem er gleichfalls von den primären Keimblättern

unabhängig sei, ursprünglich dieselbe Bedeutung wie der Cölomesoblast gehabt und auch von Urgeschlechtszellen seinen Ursprung genommen haben.

Diese Schlussfolgerung halte ich aus verschiedenen Gründen für unrichtig. Hier aber möchte ich nur darauf hinweisen, dass eine frühe, teloblastische Entwicklung aus einer oder zwei als Blastomeren erscheinenden Zellen auch bei der Anlage anderer Gebilde beobachtet wird, die phylogenetisch mit Geschlechtszellen nichts gemein haben konnten. Als Beispiel mögen die Neuroblasten der Regenwürmer und Blutegel dienen.

Die besondere Auffassung Eisig's vom Pädomesoblast würde übrigens geeignet sein, das folgende Resultat seiner Beobachtungen wenigstens theilweise zu erklären. Eisig fand nämlich bei *Capitella*, dass die Pädomesoblastzellen nach ihrer Ablösung vom Bildungsherde zunächst in die Dottermasse des Entoderms eindringen, dieselbe unter gewissen Veränderungen des Kernes bis zu ihrem Bestimmungsorte durchwandern und dort, aus dem Dotter wieder heraustretend, endlich zu Larvenmuskeln werden. Es ist nicht zu leugnen, dass dieses Durchwandern des Entoderms eine gewisse Ähnlichkeit mit der gleichen Erscheinung hat, welche für die Geschlechtszellen der niederen Cölenteraten constatirt worden ist, und ein solcher Umstand würde ja einerseits für Eisig's Deutung des Pädomesoblastes sprechen. Allein, obgleich mir Eisig brieflich versichert hat, dass hier kein Irrthum vorliege, so kann ich mich dennoch nicht entschließen, an die Richtigkeit seiner Beobachtung zu glauben, und denke immer noch, dass die großen Schwierigkeiten, welche das Object der Untersuchung entgegenstellte (die Kleinheit der Elemente, das dichte Aneinanderliegen von Ecto- und Entoderm und das Überfülltsein des letzteren mit glänzenden Dotterkörnchen), hier zu Beobachtungsfehlern Veranlassung gegeben haben konnten. Die ganze Sache erscheint mir eben schon zu absonderlich.

Andererseits finde ich aber in den Abbildungen Eisig's einige Andeutungen, aus denen sich schließen ließe, dass bei *Capitella* aus der hinteren, paaren Anlage des Pädomesoblasts, die den adanalen Mesenchymanlagen der *Polygordius*-Larve vollkommen entspricht, nicht alle primären Muskelzellen hervorgehen, sondern solche auch an anderen Stellen, so z. B. in der Nähe der Anlagen des Gehirns und des Schlundes, aus dem Ectoderm entstehen dürften. Obgleich der Verfasser behauptet, dass die Elemente des Pädomesoblasts,

nachdem sie sich zwischen Ecto- und Entoderm festgesetzt haben, Ausläufer in das erstere hineinsenden, so scheinen mir doch einige Figuren gerade das Gegentheil zu zeigen, nämlich, dass die Zellen eben im Begriffe stehen, das Ectoderm zu verlassen, wie ich das für *Lopadorhynchus* beschrieben habe. Allerdings glaubt nun Eisig seinerseits wiederum nicht an die Existenz von ectodermalen Neuromuskelanlagen und theilt mir mit, dass auch er bei den Capitelliden-embryonen Anfangs häufig in Versuchung gerathen sei, überall Neuromuskelanlagen zu sehen, bis er die Bildung der Larvenmuskeln aus den betreffenden Teloblasten erkannt hatte. Er ist der Meinung, dass es mir vielleicht ähnlich ergehen könnte, wenn ich die Entwicklung des *Lopadorhynchus* ab ovo untersuchen würde. Darauf kann ich vor der Hand natürlich nur das erwidern, dass die *Lopadorhynchus*-Larve jedenfalls ein für histogenetische Studien sehr viel günstigeres Object ist als die äußerst kleinzelligen Embryonen von *Capitella*. Außerdem kann ja die Entwicklungsweise der Primärmuskeln bei verschiedenen Arten eine verschiedene sein, und der teloblastische Bildungsmodus die locale Production von primären Myoblasten im Zusammenhange mit nervösen Elementen direct aus dem Ectoderm in vielen Fällen ganz ersetzt haben. Da der Bildungsprocess, wie ich ihn bei *Lopadorhynchus* gefunden habe, für mich theoretisch einen uralten Vorgang repräsentirt, so halte ich es für sehr leicht möglich, dass er heut zu Tage überhaupt nur noch relativ selten in der Ontogenese der Thiere erhalten sein möchte.

Ferner kann ich mich Eisig's Meinung nicht anschließen, dass die ganze definitive Muskulatur mit alleiniger Ausnahme der präcerebralen Muskeln des Kopflappens vom Cölomesoblast abstamme. Wie Eisig selbst sagt, konnte er wegen der außerordentlichen Kleinheit der Elemente die Genese der bleibenden Muskeln nicht genau verfolgen. Und andererseits beschreibt er uns auch nicht das Verschwinden der primären Muskeln, die ja bei der Larve von *Capitella* geradezu einen ganzen Muskelschlauch unter der Haut bilden sollen. Nun halte ich es für recht unwahrscheinlich, dass alle diese Muskeln nur von provisorischer Bedeutung sein sollten, und zwar um so mehr, als in der Ontogenese von *Capitella* alle Larvenorgane einen sehr reducirten Zustand bekunden, wie das eben bei der Entwicklung der Embryonen unter der Fürsorge des Mutterthieres im Inneren von dessen Wohnröhre vollkommen erklärlich ist.

Ungefähr gleichzeitig mit meiner Arbeit erschien in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft der vorzügliche Vortrag H. E. Ziegler's »Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage« (1898). Es sind in demselben eine Menge der interessantesten Betrachtungen und Ausführungen enthalten, die mit meinen Anschauungen vielfach in der schönsten Weise harmoniren und zu manchen von meinen Erklärungen sehr werthvolle Ergänzungen bilden. In einem sehr wichtigen Punkte aber kann ich dem Verfasser natürlich nicht beistimmen, nämlich in der Anerkennung der Möglichkeit, dass »die secundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Excretionsorgan war«, und kann auch den Satz nicht gelten lassen, dass »die secundäre Leibeshöhle stets eine excretorische Function habe«.

Die Abhandlung Ziegler's, sowie offenbar zum Theil auch meine Arbeit gaben Faussek zu einem Aufsatze »Über die physiologische Bedeutung des Cöloms« (1899) Veranlassung, welcher in den Arbeiten der Petersburger Naturforschergesellschaft erschien. In derselben Zeitschrift veröffentlichte ich darauf als Antwort einen Artikel: »Lässt sich die Bildung der secundären Leibeshöhle aus der excretorischen Thätigkeit des Thierkörpers erklären?« (1900). Da nun Faussek seinen Aufsatz als Nachtrag zur deutschen Ausgabe seiner Cephalopodenarbeit (1900), versehen mit einigen kleinen Abänderungen und neuen Zusätzen, in der Übersetzung reproducirt und somit einem größeren Leserkreise in extenso zugänglich gemacht hat, so sehe ich mich dazu veranlasst, auch meinerseits dasselbe zu thun.

Im genannten Aufsatze sagt Faussek Folgendes: »Meyer vertheidigt seine Theorie gegen meine Erwiderungen und unterzieht meine Arbeit einer sehr scharfen Kritik. Da er aber seinen früheren Argumenten nichts wesentlich Neues hinzufügt, so brauche ich auf ihn hier nicht näher einzugehen[1].« Was meine Arbeit Neues enthält, darüber will ich natürlich Andere urtheilen lassen. Da aber Faussek doch nun einmal unsere Polemik erwähnt, so möchte ich ihm unter Anderem meine Widerlegung und Charakteristik seiner Beweise, dass bei den Mollusken, speciell bei Cephalopoden, die Gonadenanlage unabhängig vom Mesoderm entstehe, ins Gedächtnis rufen; auf diese Widerlegung geht er ja auch nicht näher ein,

[1] Die Citate werde ich im Folgenden Faussek's eigener Übersetzung entnehmen.

obschon das für seine Anschauung über die Bedeutung des Cöloms am Ende nicht so ganz gleichgültig sein dürfte[1].

Wie Faussek behauptet, soll ich »gänzlich im Netze jener gewöhnlichen Scholastik verwickelt« sein, »zu der die phylogenetische Zoologie so schnell entartet« wäre, da ich geglaubt hätte, mich »aus den factischen Widersprüchen mit« meiner »Theorie und den Thatsachen der Ontogenese der Geschlechtszellen und der Cölomhöhlen durch Worte wie ‚cenogenetisch' und ‚teloblastisch' herauswinden zu können«. Wer meine Arbeiten nicht gelesen hat, auf den könnte eine solche gegen mich gerichtete Beschuldigung vielleicht noch einen gewissen Eindruck machen. Jeder vorurtheilsfreie Leser aber wird wohl zugeben, dass ich eine Reihe von embryologischen und vergleichend anatomischen Thatsachen angeführt habe, in Anbetracht deren die Bemerkungen Kleinenberg's und Faussek's, wie ich glaube, ihre Bedeutung einer Widerlegung verlieren, also den mir gemachten Einwürfen doch nicht einfach jene Worte entgegengestellt habe. Wenn nun Thatsachen gewissen Begriffen entsprechen, so ist es mir unerfindlich, wesshalb man sich der betreffenden gebräuchlichen Terminis nicht bedienen dürfte. Dass aber cenogenetische Vorgänge, sowie auch die teloblastische Entwicklungsweise in der Ontogenese der Thiere vielfach eine sehr wichtige Rolle spielen, weiß ein Jeder, der auch nur im mindesten mit dem heutigen Stande der wissenschaftlichen Zoologie vertraut ist. Die erwähnten Worte und die entsprechenden Begriffe ganz zu umgehen, möchte dagegen vielleicht nur gelingen bei einem einseitigen und unbedingt abortiven Bestreben, embryologische Processe »nicht durch irgend welche phylogenetischen Ursachen, sondern rein physiologisch« zu erklären, wie das eben Faussek will.

---

[1] Faussek hat es vorgezogen, sich mit höchst unpassenden Auslassungen gegen mich abzufinden, was gewiss einfacher ist. Recht hübsch ist z. B. seine Andeutung, dass ich mich meiner »nahen Bekanntschaft mit solchem Manne« wie Kleinenberg hätte rühmen wollen, als ich aus einem Briefe von ihm einige seiner Betrachtungen in meiner Arbeit veröffentlichte. Wie wir sahen, waren das aber größtentheils Einwürfe gegen meine Anschauungen, die ich der allgemeinen Kenntnisnahme nicht vorenthalten zu dürfen glaubte. Freilich, wer die löbliche Gewohnheit hat, die Meinungen Anderer, die ihm aus irgend welchen Gründen unbequem sind, mit Stillschweigen zu übergehen, wird nur wenig Verständnis dafür haben, wie man so unvorsichtig sein kann, aus einer der Öffentlichkeit unzugänglichen Correspondenz für die eigenen Ansichten unvortheilhafte Citate zu publiciren, und sich für ein solches Verhalten kaum einen anderen Beweggrund als Eitelkeit denken können.

Was endlich Faussek's Bedauern betrifft, dass sich die Bekanntschaft mit Kleinenberg wenig in meinen Werken »ausgeprägt« habe, so muss ich ihm bemerken, dass die Hochschätzung der gewiss hervorragenden Geistesgaben meines verstorbenen Freundes mir es dennoch gestattet, wo ich es nöthig befunden, meine eigene Meinung zu haben.

Nach einer ausführlichen, kritischen Zusammenstellung des vorhandenen Thatsachenmaterials zur Frage nach dem Vorkommen der primären und secundären Leibeshöhle und der verschiedenen Entwicklungsweise der letzteren kommt Ziegler in seinem Referate zu dem Schlusse, dass die Embryologie allein schwerlich die entscheidenden Beweise für die eine oder die andere der derzeitigen Theorien über den Ursprung des Cöloms abzugeben im Stande sein werde. »Die Entscheidung ist« seiner Meinung nach »eher aus der vergleichend anatomischen Betrachtung zu ziehen und hängt davon ab, welche Vorstellung man sich überhaupt über die phylogenetische Verwandtschaft der Thiere und speciell über die Abstammung der Deuterocölier gemacht hat.«

»Es ist in jeder Hinsicht wahrscheinlich,« sagt Ziegler, »dass alle höheren Würmer und höheren Thiere überhaupt von Plathelminthen und verwandten Formen abstammen.« Von diesem Standpunkte ausgehend und sich auf seine ganze vorhergehende Beweisführung stützend, dass die Bildung des Cöloms durch Abschnürung seitlicher Aussackungen des Archenterons nicht als ursprüngliche Entwicklungsweise aufgefasst werden kann, findet er, dass »man die Gonocöltheorie oder die Nephrocöltheorie für annehmbarer halten muss als die Enterocöltheorie«.

Ziegler enthält sich also einer endgültigen Entscheidung zwischen den beiden zuerst genannten Anschauungen; nun lässt sich allerdings denken, dass er wahrscheinlich seiner eigenen, nämlich der Nephrocöltheorie, den Vorzug geben dürfte. Da Ziegler begreiflicher Weise in seinem Referate nicht die ganze einschlägige Litteratur berücksichtigen konnte, so erwähnte er auch nicht seine früher veröffentlichten Betrachtungen über die Möglichkeit der Ableitung des Cöloms von primitiven Excretionsorganen.

Als nun Faussek, der sich in seinen Anschauungen wohl recht unterstützungsbedürftig gefühlt haben muss, für dieselben »eine solche Stütze« fand, war er offenbar so überrascht, dass er es — wahrscheinlich vor Freude — ganz vergaß, demjenigen Forscher, welcher schon lange bevor und bestimmt genug die Grundidee der

Faussek'schen Betrachtungen ausgesprochen hatte, Gerechtigkeit zukommen zu lassen und dessen Erörterungen zu gedenken. Im russischen Texte seines Aufsatzes sagt Faussek zweimal, in der deutschen Übersetzung allerdings aber schon bloß an einer Stelle, dass seine Cephalopodenarbeit »ein Jahr früher« erschienen sei als die Abhandlung Ziegler's, wo Letzterer, »ohne die Auseinandersetzungen Faussek's »zu kennen, zu sehr ähnlichen, wenn nicht identischen Anschauungen über die Bedeutung des Cöloms gekommen« wäre. Es fragt sich nun, wozu Faussek diesen Umstand so hervorhob, wenn nicht in der Absicht, um damit anzudeuten, dass im vorliegenden Falle eigentlich ihm die Priorität zukomme. Gewiss versichert uns Faussek, er habe »natürlich nicht die geringste Prätension, dem verdienstvollen Forscher einen Vorwurf aus der Unkenntnis« seiner »Arbeit zu machen, die in einer ihm fremden Sprache publicirt worden ist, eben so wenig etwaige Prioritätsrechte zu reclamiren«. Dennoch aber fügt er sofort hinzu: »nur bedauere ich, dass die Arbeit Ziegler's früher erschienen ist, als ich meine Ansichten .... in einer der westeuropäischen Sprachen publiciren konnte«.

Und das Alles, nachdem ich in meiner Arbeit (1898) auf Quellen hingewiesen hatte, wo schon lange vor Faussek ganz ähnliche Betrachtungen über den Ursprung und die Bedeutung des Cöloms wie die seinigen ausgesprochen waren! Ich hatte dort Citate aus Ziegler's Entwicklung von *Cyclas cornea*« (1885) angeführt und will hier die betreffende Stelle in extenso reproduciren; wir lesen dort Folgendes: »Ich kann nicht umhin hier auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass das Pericardialbläschen und also auch das Pericardium sich zu dem Nierenschlauch eben so verhalte, wie bei der Schalen- und Antennendrüse der Crustaceen das Endbläschen zum ausführenden Canal sich verhält, dass also das Pericardialbläschen nichts weiter als ein Theil der Niere sei.« Und dann heißt es weiter in Bezug auf die Segmenthöhlen der Anneliden: »es ist naheliegend diese Hohlräume den Pericardialbläschen, die Segmentalorgane den bleibenden Nieren der Mollusken homolog zu setzen«. Außerdem sei noch Ziegler's Arbeit über den »Ursprung der mesenchymatösen Gewebe bei den Selachiern« 1889 erwähnt, wo er sagt: »Wie ich schon in einer früheren Arbeit angedeutet habe, könnte man die secundäre Leibeshöhle als ein im Mesoderm entwickeltes Endbläschen des Excretionsorgans auffassen«, und ferner: »man darf annehmen, dass die Entstehung der secundären Leibeshöhle mag dieselbe in den verschiedenen Typen analog

oder homolog sein) phylogenetisch zusammenfiel mit der Entstehung des ausführenden Canals und dass beide Organe zusammen einen Excretionsapparat darstellten«. Alle diese Betrachtungen ZIEGLER's sind jedenfalls den Anschauungen FAUSSEK's auch sehr ähnlich; da wird er nun aber schon »bedauern« müssen, dass seine Cephalopodenarbeit erst im Jahre 1897 erschienen ist und nicht am Anfange der 80er Jahre, wenn auch nur in russischer Sprache!

Übrigens musste die erste von den beiden angeführten Abhandlungen ZIEGLER's FAUSSEK so wie so bekannt sein, da er selbst in seiner Cephalopodenarbeit sagte, dass »bei vielen Mollusken, wie bei Lamellibranchiaten, so auch bei Gastropoden. . . . . die Entwicklung des Herzens gut untersucht sei« und als Beispiele *Cyclas* und *Paludina* nannte.

Wie dem auch sein mag, als FAUSSEK seinen letzten Aufsatz schrieb, war noch kein Jahr vergangen, da ich ihn nicht nur auf die genannten Arbeiten ZIEGLER's, sondern auch noch auf den Versuch LANKESTER's (1873), die Leibeshöhle der höheren Thiere von Hohlräumen der Excretionsorgane der Parenchymwürmer abzuleiten, aufmerksam gemacht hatte. Daher muss die Vergesslichkeit, welche FAUSSEK in Bezug auf die Verdienste seiner Vorgänger an den Tag legt, zum mindesten sonderbar erscheinen.

Doch sehen wir zu, worin denn eigentlich die »rein physiologische« Erklärung des Cöloms besteht, die uns FAUSSEK jetzt an Stelle der jedenfalls phylogenetischen Nephrocöltheorie ZIEGLER's vorschlägt.

Im Gegensatze zu ZIEGLER glaubt FAUSSEK, dass »gerade in der Embryogenese der jetzt lebenden Thiere da, wo die Bildung des Cöloms beobachtet wird (unabhängig von der Entwicklung der Blutgefäße oder parallel damit), diese in engster Verbindung mit der Excretion steht, mit der Anhäufung von Zerfallproducten im Embryo, die ihren Ausdruck gerade in der Richtung des Cöloms findet, als eines Reservoirs für die zeitweilige Anhäufung und Fortschaffung dieser Producte«. Dabei hält FAUSSEK nun auch in phylogenetischem Sinne diejenige Entwicklungsart der secundären Leibeshöhle für die wahrscheinlichste, welche sich, wie er behauptet, »factisch meist im Embryo der Anneliden, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten (mit Ausnahme von *Amphioxus*) beobachten lässt; nämlich die Ursache zur Bildung des Cöloms ist die Ansammlung von Excretionsflüssigkeit im compacten embryonalen Mesoderm«. Hierdurch erklärt er auch die Bildung des Peritonealepithels, welches »zur Verhütung der Vermischung der beiden Flüssigkeiten im Körper dient:

der Nährflüssigkeit (Lymphe, Blut) in der primären Leibeshöhle und den daraus entstandenen Blutgefäßen, und der excretorischen im Cölom«.

Wie wir sehen, beruft sich Faussek auf die Entwicklungsgeschichte der Thiere, die seine Anschauung bestätigen soll.

Was die Anneliden betrifft, so ist mir wenigstens keine einzige sichere Angabe bekannt, dass die Flüssigkeit, welche sich bei der zur Cölombildung führenden Delamination der soliden Mesodermsomite in den letzteren ansammelt, einen excretorischen Charakter hätte, d. h. »Wasser und die aus dem Blute ausgeschiedenen Excrete« enthalten sollte. Übrigens ist das auch an und für sich schon unwahrscheinlich, da die Ringelwürmer auf dieser embryonalen oder larvalen Entwicklungsstufe primäre Nierenorgane besitzen, die sich in voller Thätigkeit befinden und die Excretionsproducte aus der primären Leibeshöhle, in der ja auch die Somite liegen, entfernen.

Dasselbe muss nun im Allgemeinen auch von den Mollusken gesagt werden. Da sind ebenfalls gut entwickelte Protonephridien vorhanden, welche zu der Zeit functioniren, wenn sich das Cölom, d. h. die Pericardialhöhle, bildet.

Faussek weist jedoch auf seine »unmittelbaren« Beobachtungen über die Cölombildung bei den Cephalopoden hin, wie er dieselben im russischen Texte seines Aufsatzes bezeichnet. Allein, wenn wir das Betreffende in seiner Arbeit aufsuchen wollen, so werden wir wiederum nichts als Vermuthungen vorfinden. Die Beschreibung der Entwicklung des Cölomsystems beginnt dort mit dem Momente, wo die beiden, obgleich noch wenig geräumigen Hälften der Pericardialhöhle schon vorhanden sind; auch soll eine jede bereits durch ein enges Röhrchen mit dem Lumen der zugehörigen Nierenanlage communiciren. Da nun die Pericardialhöhle sich dann schnell erweitert, so zieht Faussek daraus den Schluss, dass bei dem Nichtvorhandensein irgend welcher Larvennieren die excretorische Thätigkeit in den Anlagen der bleibenden Nieren schon sehr früh beginnen müsse, und dass der Überschuss der in ihnen angesammelten Flüssigkeit, durch die inneren Öffnungen der Nierensäcke austretend, wahrscheinlich nicht nur die Erweiterung, sondern überhaupt die Bildung der Pericardialhöhle inmitten der Mesodermelemente verursache, indem er dieselben mechanisch aus einander dränge. Und damit das Alles mehr Wahrscheinlichkeit erhalte, sagt Faussek an einer anderen Stelle: »Ich vermuthe sogar, dass die Niere mit ihrem Epithel zuerst erscheint. Der Beweis aber für den excretorischen Charakter

und die Identität der Flüssigkeiten in den Nieren- und Pericardialsäcken sei folgender: »in den Präparaten ist der Inhalt dieser Gebilde ganz leer, ungefärbt und durchsichtig«, dagegen findet man in den Blutgefäßen einen dichten feinkörnigen Niederschlag, der sich mit Carmin und besonders mit Theerfarbstoffen z. B. Orange G) gut färbt«. »Das kommt wohl daher«, meint Faussek, dass im ersten Falle in der Flüssigkeit keine Eiweißstoffe in genügender Menge vorhanden seien, »und dies ist ganz natürlich, da Nieren und Pericard nur die Excrete des Embryos enthalten«. [1]

Das Nichtvorhandensein von Eiweißstoffen in der Pericardialhöhle, selbst wenn es thatsächlich bewiesen wäre, würde uns dennoch kein Recht zu der Schlussfolgerung geben, dass in dieser Höhle dieselbe excretorische Flüssigkeit enthalten sei wie in den Nieren. Andererseits möchte ich auf die Thatsache hinweisen, dass das Lumen der Blutgefäße bei den Wirbelthieren in den Präparaten gewöhnlich auch keine Niederschläge enthält und vollständig farblos erscheint. Sollte hier im Blutplasma etwa auch kein Eiweiß in genügender Menge« vorhanden sein? Faussek hat sich die Frage offenbar gar nicht vorgelegt, was sich eigentlich in den Gefäßen bei Wirbellosen färbt. Meiner Meinung nach ist das nicht einfach Eiweiß, sondern es sind die respiratorischen Eiweißstoffe, welche Eisen oder Kupfer enthalten, also Verbindungen wie das Hämoglobin oder Hämocyanin, die in der Blutflüssigkeit von Anneliden und Mollusken gelöst sind. So färbt sich z. B. bei Anwendung des Biondi'schen Dreifarbengemisches auf Froschblut mit Orange G besonders stark das Protoplasma der rothen Blutkörperchen, welches eben das Hämoglobin enthält.

Das Fehlen von Eiweiß in der Pericardialflüssigkeit, sowie deren excretorischer Charakter ist somit noch keineswegs festgestellt, das Zurückfließen der Excretionsflüssigkeit aus der Niere in den Körper des Embryos aber wohl nichts weiter als ein sonderbarer Einfall Faussek's. Es wäre doch wirklich viel einfacher gewesen, sich das Erweitern der Pericardialhöhle durch Eindringen von Flüssigkeit, natürlich nicht in unverändertem Zustande, von den Blutgefäßen aus zu erklären, die sich ja hier in nächster Nachbarschaft befinden. Der Umstand endlich, dass Faussek die »Anlagen« des Pericards und der Nieren von vorn herein als hohle Gebilde beschreibt, während es bei anderen Mollusken wie bei Anneliden anfangs solide Gebilde sind, lässt es am wahrscheinlichsten erscheinen, dass er die frühesten Entwicklungsstadien dieser Organe überhaupt nicht gesehen hat.

Über den Inhalt der Cölomsäcke resp. der hohlen Mesodermsomite der Arthropodenembryonen, bei denen nachher ein Zusammenfließen der primären und secundären Leibeshöhlen stattfindet, ist ebenfalls nichts bekannt. Wir wissen bloß so viel, dass bei einigen Arthropoden die Nephridialröhren aus dem Mesoderm entstehen, und dass das innere Endbläschen, nach der Entwicklung der Phalangiden zu urtheilen, den zurückbleibenden Rest eines Cölomsegmentes vorstellt.

Nach Faussek's Meinung soll nun die Entwicklung des Cöloms bei den Wirbelthieren ganz besonders zu Gunsten von dessen excretorischer Bedeutung beim Embryo sprechen. Hier führt er an, dass die secundäre Leibeshöhle anfangs sehr geräumig sei, später aber in Folge der Thätigkeit metanephridialer Excretionsorgane (Vorniere, Urniere), welche der Cölomflüssigkeit einen freien Austritt nach außen gewähren sollen, »in so fern rudimentär« !) werde, als sie »von den hineinwachsenden Organen bis zum Verluste des Lumens eingeengt wird«. Sodann weist er auf die Ähnlichkeit der morphologischen Verhältnisse mit dem Cölomsystem der Ringelwürmer und Mollusken hin und erblickt endlich den besten Beweis für die excretorische Bedeutung des Cöloms beim Vertebratenembryo in dessen Beziehungen zum Blutgefäßsystem, wie dieselben bei der Bildung des Pronephros (Vorniere) an den Tag treten. Da in diesem Falle »der Glomerulus nicht in der Wand des Canälchens, sondern direct in der Wand des Cöloms selbst, an den Seiten des ventralen Mesenteriums, den inneren Öffnungen der Pronephroscanälchen gegenüber entsteht«, so schließt daraus Faussek, dass hier »die Excretion aus dem Blute in das Cölom vor sich gehen muss«. Es fragt sich aber: was wird hier ausgeschieden?

Aus der Physiologie ist es hinlänglich bekannt, dass in den Malpighi'schen Körperchen der Niere aus dem Glomerulus in die Bowman'sche Kapsel nur Wasser und Salz austreten, während die Excretion der specifischen Harnbestandtheile in den gewundenen Harncanälchen stattfindet. Somit bleibt denn die Ausscheidung von Stoffwechselproducten aus dem Blut in die Cölomhöhle des Embryos wiederum unbewiesen. Wenn bloß Wasser und wahrscheinlich auch Salz in dieselbe ausgeschieden werden, so bedeutet das noch keineswegs, dass wir es hier mit einer wirklichen Excretionsflüssigkeit zu thun haben; sind ja doch Wasser und Salz z. B. auch im Speichel, im Blute und in der Lymphe vorhanden.

Faussek nennt in seinem Aufsatze eine Reihe von Autoren,

welche gleichfalls der secundären Leibeshöhle des Wirbelthierembryos eine excretorische Bedeutung zugeschrieben haben. Nun war aber diese Auffassung darauf begründet, dass die Nierenorgane im Zusammenhange mit dem Cölomepithel entstehen und durch die Nephrostomen eine Zeit lang oder, wie bei gewissen Fischen und Amphibien, bleibend mit der Peritonealhöhle in offener Verbindung stehen. Allein beim Fehlen der Nachweise, dass sich Stoffwechselproducte in der Cölomflüssigkeit thatsächlich ansammeln, kann jener Umstand an und für sich noch keinen Beweis für deren excretorische Beschaffenheit abgeben.

Auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse der Processe, welche sich in der Niere der höheren Thiere abspielen, berechtigt uns das Vorhandensein des Glomerulus im Cölom des Embryos bloß zu der Schlussfolgerung, dass in derselben Wasser und Salz enthalten sind. Das Wasser, welches durch die Nierentrichter in die Excretionscanälchen eintritt, wird nun offenbar die Aufgabe haben, deren Lumen zu durchspülen und auf diese Weise die hier ausgeschiedenen Producte hinaus zu befördern. Bei der weiteren Vervollkommnung des Excretionsapparates finden wir dann, dass das Wasser und Salz bereits in besondere Kapseln eintritt, die gewissermaßen abgegliederte Theile der Cölomhöhle vorstellen, mit denen nunmehr die Nierencanälchen communiciren. Diese Vorkehrung hat allem Anscheine nach den Zweck, zu verhindern, dass Nährstoffe, die mit der Lymphe in die allgemeine Leibeshöhle austreten, in die Excretionscanälchen gelangen. In den Bowman'schen Kapseln aber ist bekanntlich derjenige Theil des Wandungsepithels, welcher den Gefäßknäuel direct bekleidet, drüsig differenzirt und hat die Eigenschaft, kein Eiweiß durchzulassen.

So ungefähr wird man sich wohl den Excretionsprocess auch bei denjenigen Arthropoden vorzustellen haben, welche metanephridiale, mit inneren Endbläschen ausgestattete Nierenorgane besitzen. Im ausgebildeten Zustande können jedoch diese Thiere, da bei ihnen das endgültige Schicksal der Cölomanlagen ein ganz eigenthümliches ist, überhaupt keine für die Beurtheilung der physiologischen Leistungen des typisch entwickelten Cöloms unmittelbar verwendbare Hinweise liefern. Zum Theil bestand eben darin der große Fehlgriff Ziegler's und Faussek's, dass sie auf die äußere Ähnlichkeit der fertigen Excretionsorgane gewisser Arthropoden mit hohlen Mesodermsomiten nebst den entsprechenden Metanephridien anderer, in Entwicklung begriffener Thiere allzuviel Gewicht gelegt haben.

Bei den ersteren entspricht aber das Endbläschen des Nierenorgans doch keinem ganzen Somite, sondern jedenfalls nur einem erhalten gebliebenen Theile eines Cölomsegments.

Die Embryologie giebt uns also keine genügenden Gründe, um die Frage nach der ursprünglichen Bedeutung der secundären Leibeshöhle im Sinne der Nephrocöltheorie von ZIEGLER und FAUSSEK zu entscheiden. Als Hauptstützen dieser Theorie bleiben vor der Hand nur gewisse vergleichend-anatomische Thatsachen übrig, sowie die physiologischen Deutungen, welche sich einige Autoren für diese morphologischen Befunde zurechtgelegt haben.

Die Ansicht, dass die Cölomhöhle der ausgebildeten Thiere eine excretorische Function habe, ist in der Litteratur recht häufig vertreten. Bei Erörterung dieser Frage werden wir nun die Arthropoden ganz bei Seite zu lassen haben, da bei ihnen die secundäre Leibeshöhle als solche eben verschwunden ist. Bei den höheren Wirbelthieren ist sie von den Nierenorganen getrennt und enthält nachweislich eine lymphatische Flüssigkeit. Bei Fischen und Amphibien aber, wo diese Höhle durch Wimpertrichter mit den Nieren in offener Verbindung steht, schließt man eben fast ausschließlich aus dem Vorhandensein solcher Nephrostomen auf die angebliche excretorische Function des Cöloms. Wie dem auch sein mag, so nehmen doch die Vertebraten jedenfalls die höchste Entwicklungsstufe im ganzen Thierreiche ein, und daher werden wir, um Anhaltspunkte für die Beurtheilung der ursprünglichen Function des Cöloms zu finden, solche gewiss nicht bei ihnen, sondern bei niederen Thieren zu suchen haben. In dieser Hinsicht pflegt man mit Recht die Mollusken und Anneliden heranzuziehen, von denen wiederum die letzteren sich als die am meisten geeigneten Formen erweisen, da wir bei ihnen zuerst Cölomhöhlen in typischer Ausbildung antreffen.

Diejenigen Autoren, welche der secundären Leibeshöhle der Anneliden eine excretorische Bedeutung zuschreiben, weisen dabei wie auch FAUSSEK gewöhnlich auf EISIG's, meine und GROBBEN's Arbeiten hin, sowie endlich auf die werthvollen, experimentellen Beobachtungen KOWALEWSKY's und seiner Schüler. Alle diese Untersuchungen haben jedoch nur die Thatsache constatirt, dass in den Elementen bestimmter, specifisch differenzirter Abschnitte des Cölomepithels, nämlich der sog. lymphoiden oder Peritonealdrüsen, in den Chloragogenzellen etc. gewisse Stoffe, worunter auch Excretions-

producte, und zwar meist in Form von festen Concrementen abgelagert werden. Da sich diese Gebilde gewöhnlich an Blutgefäßen befinden, so schließt man daraus, dass sie die betreffenden Stoffe dem Blute entnehmen. Dass aber aus den besagten Organen die Excretionsproducte direct in die Leibeshöhle ausgeschieden würden, wie das Faussek behauptet, dafür haben wir keine Beweise. Auch werden wir in der Litteratur keine durch unmittelbare Beobachtung genügend begründete Angabe finden, dass in der Leibeshöhlenflüssigkeit der Ringelwürmer freie Excretionsproducte in irgendwie bedeutenderer Menge vorhanden seien. Dagegen haben wir die ganz bestimmte Angabe Cuénot's (1891), dass die Cölomflüssigkeit der Anneliden ungefähr 3% Eiweiß in Lösung enthält, d. h. also ungefähr eben so viel wie die Lymphe der Vertebraten[1].

Die Beobachtungen Cuénot's bestätigen somit die althergebrachte Auffassung, dass in der Leibeshöhle der Anneliden eine lymphoide Flüssigkeit enthalten ist, welche beim Fehlen der Blutgefäße die Bedeutung von Blut erhält. Bekanntlich verwandelt sich im letzteren Falle ein Theil der lymphoiden Zellen in echte rothe Blutkörperchen, welche das sonst in der Blutflüssigkeit gelöste Hämoglobin in ihren Zellkörper aufgenommen haben. Außerdem mussten uns aber schon die Betrachtungen folgender Art darauf bringen, dass der Cölomflüssigkeit der Anneliden eine ernährende Bedeutung zukommt.

Eine ausgiebige Entfaltung der Blutcapillaren finden wir bloß bei Ringelwürmern von complicirterem Körperbau, während bei einer großen Anzahl von Anneliden das Blut durch das Gefäßsystem nur in die Hauptbezirke des Körpers geleitet wird. Hier können die Nährstoffe zu den verschiedenen Geweben offenbar nur dann gelangen, wenn sie aus den Blutgefäßen in die Cölomflüssigkeit übertreten, welche in Folge der starken Ausbildung der Leibeshöhle an alle Theile des Körpers dicht herantritt und alle inneren Organe bespült.

Auf eine andere Thatsache, die zu Gunsten dessen spricht, dass die Leibeshöhlenflüssigkeit der Anneliden unbedingt auch eine ernährende Bedeutung haben müsse, hatte schon Grobben (1889), einer der eifrigsten Anhänger der Ansicht, dass die Hauptfunction des Cöloms eine excretorische sei, hingewiesen; es war der Um-

[1] Beiläufig gesagt, hätten wir hier noch ein Beispiel, wo trotz des nachgewiesenen Eiweißgehaltes in der Cölomflüssigkeit die entsprechenden Hohlräume »in den Präparaten« vollkommen farblos erscheinen und keine Niederschläge enthalten.

stand, dass sich in der Leibeshöhle der Anneliden die Geschlechtsproducte entwickeln. Dazu kommt noch, dass hier während der Bildung und Reifung der Eier und Spermatozoen in großen Mengen modificirte Phagocyten erscheinen, welche die in die Leibeshöhle im Überschuss eingetretenen Nährsubstanzen in ihrem Zellkörper aufspeichern. Das war von mir und CUÉNOT gezeigt worden.

Somit hatte ich doch ganz bestimmte Thatsachen im Auge, als ich unter Berücksichtigung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Anneliden und den parenchymatösen Würmern »die Erweiterung der Gonadenhöhlen und ihre Verwandlung in die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle durch eine gesteigerte Aufnahme von Lymphe aus dem Parenchym behufs Ernährung der hier entstehenden Geschlechtsproducte« zu erklären versuchte. FAUSSEK aber hat da auf den im russischen Texte meiner Arbeit gebrauchten Ausdruck »Chylolymphe« seine ganze Aufmerksamkeit gerichtet und in Folge dessen an mich die sonderbare Frage gerichtet, woher ich denn wüsste, »dass im Cölom dieselbe Flüssigkeit steckt, wie in der primären Leibeshöhle und in den Blutgefäßen«. Das ist ein schnurriger Einfall; FAUSSEK glaubte wohl, dass ich das Follikelepithel der Gonaden oder die peritonealen Cölomwandungen für eine Art Filtrirpapier gehalten hätte, durch welches man nach Belieben ohne jede Veränderung Alles durchlassen könnte[1]!

Die Anwesenheit von freien Zerfallsproducten im Cölom der Anneliden kann natürlich nicht absolut in Abrede gestellt werden, da in den Geweben und Zellen, welche die Leibeshöhle umgeben oder sich in derselben befinden, sowie auch in den reifenden Geschlechtsproducten, Stoffwechsel jedenfalls stattfindet. Allein eben gerade dazu, um eine Anhäufung von schädlichen Stoffen in der Cölomflüssigkeit zu verhüten, bestehen hier sehr effective Vorkehrungen: das sind die Segmentalorgane, deren drüsige Canalwandungen

[1] Die wichtigen Beobachtungen CUÉNOT's über den Eiweißgehalt der Cölomflüssigkeit bei Ringelwürmern hat FAUSSEK in seinem russischen Aufsatze ganz unberücksichtigt gelassen und glaubt sich nun in der deutschen Übersetzung mit der einfachen Bemerkung abfinden zu können, dass »die nutritive Bedeutung der Cölomflüssigkeit bei Anneliden (nämlich was die Entwicklung der Geschlechtszellen betrifft, vielleicht als eine secundäre Anpassung aufzufassen« wäre. Er weist darauf hin, dass sich z. B. bei den Daphniden »eiweißhaltige Flüssigkeit für die Ernährung des Embryos selbst außerhalb desselben im sog. Brutraum ansammeln kann«. Derartige Paradigmata, wie sie FAUSSEK überhaupt sehr liebt, haben meiner Meinung nach nicht mehr inneren Werth, als der Vergleich Italiens mit einem Wasserstiefel.

von der Cölomflüssigkeit bespült werden, und die unzählige Menge der amöboiden Phagocyten. Dieselbe Aufgabe haben wahrscheinlich auch einige Peritonealdrüsen, deren Thätigkeit überhaupt eine recht verschiedenartige zu sein scheint, aber lange noch nicht genügend erforscht ist.

Mit Ausnahme derjenigen Fälle, wo die Segmentalorgane der Ringelwürmer nur die Bedeutung von Ausführungsgängen für die Geschlechtsproducte haben, bestehen die Wandungen der Nephridialröhren selbst bei den einfachsten Vertretern dieser Thiergruppe aus einem charakteristischen Excretionsepithel. In den Zellen desselben finden wir in bedeutender Menge feste Excretionsconcremente und mit Flüssigkeit angefüllte Vacuolen. Da nun die Nephridien lange nicht immer mit Blutgefäßen versehen sind, so stammen jene Producte offenbar nicht nur aus dem Blute, sondern auch aus der Leibeshöhlenflüssigkeit, welcher sie dank besonderer, chemotactischer Eigenschaften der Nierenschlauchzellen entzogen werden. Außerdem besitzen die Elemente des Excretionsepithels, wie unlängst SCHNEIDER (1899) gezeigt hat, gelegentlich sogar die Eigenschaften echter Phagocyten.

Was nun die Peritonealdrüsen anbelangt, so sitzen einige, wie das z. B. bei Oligochäten vorkommt, den Excretionscanälen der Nephridien unmittelbar auf. Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass die Zellen derselben gewisse, dem Cölom entnommene Stoffe den Elementen der Nierenorgane direct übergeben können. In den anderen Fällen aber, wo sich die Peritonealdrüsen, entfernt von den Excretionsorganen, an Blutgefäßen befinden, darf man sie bloß als Isolationsvorkehrungen bezeichnen, in deren Zellen die Zerfallsproducte nur temporär zurückgehalten werden, um sie so dem allgemeinen Kreislaufe der Stoffe im Körper zu entziehen. Eine solche Erscheinung fällt aber noch nicht mit dem Begriffe der Excretion zusammen, da die im gegebenen Falle aufgespeicherten Producte behufs ihrer endgültigen Entfernung aus dem Körper, so oder anders, erst noch den wirklichen Excretionsorganen, nämlich den Nephridien, anheimgestellt werden müssen.

Bei den Ringelwürmern geschieht das oft in der Weise, dass sich die Zellen von den Peritonealdrüsen loslösen; in der Leibeshöhle werden sie dann von den Phagocyten gefressen oder gerathen einfach durch die Action der Wimpertrichter in die Segmentalorgane, wo sie der Zerstörung anheimfallen. In denjenigen Fällen aber, wo die besagten Elemente in situ verharren, werden aus ihnen

die aufgespeicherten unbrauchbaren und schädlichen Stoffe wahrscheinlich von den Wanderzellen der Leibeshöhle extrahirt. Ich habe mehrfach Gelegenheit gehabt zu beobachten, wie Cölomphagocyten, indem sie sich an verschiedene Gewebe fest anschmiegten, denselben die charakteristischen Excretionsconcremente entzogen. Da das Protoplasma solcher Phagocyten sehr oft stark vacuolisirt erscheint, so giebt uns das zur Vermuthung Veranlassung, dass sie auch flüssige Ausscheidungsproducte aufnehmen können. Die mit Zerfallsproducten beladenen amöboiden Zellen gelangen schließlich auch in das Lumen der Nierenorgane und werden hier zerstört.

Aus allem Vorhergehenden ist ersichtlich, dass sich in der Cölomflüssigkeit der Anneliden freie Excretionsproducte nicht in bedeutenderer Menge ansammeln können. In geringeren Quantitäten treffen wir solche übrigens doch auch im Blute und in der Lymphe der Vertebraten an; es ist aber noch Niemand eingefallen, das Blut oder die Lymphe der Wirbelthiere desswegen eine excretorische Flüssigkeit zu nennen.

Wenn wir von der Bedeutung des Cöloms der Ringelwürmer als eines Reservoirs für die sich bildenden Geschlechtsproducte absehen, so müssen wir eben die vollkommene Analogie der übrigen Functionen desselben mit den Functionen des Lymphsystems, manchmal sogar des Blutgefäßsystems der Vertebraten anerkennen.

Bei den Mollusken erlangt im Allgemeinen das Cölom resp. das Pericard im Vergleich mit der primären Leibeshöhle oder deren Derivaten, den Blutgefäßen und den lacunären Hohlräumen des Körpers, nur eine relativ geringe Ausbildung. Daraus folgerte Grobben (1888), dass die Pericardialflüssigkeit wahrscheinlich keine nutritive Bedeutung habe, sondern nur eine zur Ausfuhr durch die Niere bestimmte Ausscheidung sei. Bezüglich der Pericardialdrüsen, die hier dieselben Beziehungen zum Blutgefäßsystem bekunden, wie bei den Anneliden die Peritonealdrüsen, war er der Ansicht, dass ihre ursprüngliche Function wohl darin bestand, den Nieren in ihrer Aufgabe, das überflüssige Wasser aus dem Blute zu entfernen, behilflich zu sein. Grobben fand es für sehr möglich, dass dabei auch leichtlösliche Substanzen mit ausgeschieden wurden. Aus einer derartigen primären Thätigkeit der Pericardialdrüsen habe sich nachher die Befähigung ihrer Zellen entwickelt, Excretionsproducte, die auch hier hauptsächlich als feste Concremente erscheinen, dem Blute zu entziehen und im Protoplasma zurückzuhalten. Vom weiteren Schicksal der in den Pericardialdrüsenzellen isolirten Stoffe

hatte der Autor sich die Vorstellung gemacht, dass dieselben mit den sich loslösenden Zellen durch die Niere, die mit dem Pericard vermittels des offenen Wimpertrichters communicirt, nach außen geschafft würden. Wirkliche Beweise aber dafür, dass sich in der Pericardialhöhle der Mollusken freie Excretionsproducte ansammeln, besitzen wir nicht. Außerdem haben wir es gar nicht einmal nöthig, dem Pericard irgend welche bedeutendere, excretorische Thätigkeit zuzuschreiben, da das Excretionsepithel der Niere gerade bei den Mollusken gewöhnlich eine überaus reiche Entfaltung erlangt und bei seinen intimen Beziehungen zu den Bluträumen eine vorzügliche Einrichtung vorstellt, um die Excretionsproducte dem Blute direct zu entziehen.

Allein auch Grobben (1884) hatte schon ganz richtig bemerkt: »Das Pericard ist jedoch nicht das alleinige Homologon der secundären Leibeshöhle. Es muss noch die Höhle der Genitaldrüse als ursprünglicher Abschnitt derselben hinzugerechnet werden, wozu der Zeitlebens bestehende Zusammenhang der Genitaldrüsen mit dem Pericardialraum bei *Sepia* den Anhaltspunkt bietet.« Als Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung wies er noch auf die beständige Communication der Gonaden mit dem Homologon der Pericardialhöhle bei einigen an der Wurzel des Schneckenstammes stehenden Molluskenformen, nämlich den Solenogastres« hin und fand, dass hierin »ein phylogenetisch alter Zustand .... welcher an die einfachsten Verhältnisse der Würmer anschließt«, sich ausspräche.

Eine solche morphologische Übereinstimmung in zwei so weit von einander abstehenden Gruppen, wie die Solenogastres und Cephalopoden, ist natürlich kein bloßer Zufall. Man kann dieselbe eben nur in dem Sinne deuten, dass in beiden Fällen ursprüngliche Organisationsverhältnisse erhalten seien, die bei den übrigen Mollusken mehr oder minder bedeutende Modificationen erfahren haben. Gleichzeitig damit muss aber auch zugegeben werden, dass derjenige Abschnitt des Cöloms, welcher bei der Mehrzahl der heutigen Mollusken zum Pericard geworden ist, anfangs einen Behälter nicht für Excretionsstoffe, sondern für die reifen Geschlechtsproducte vorstellte, wie wir das bei den Solenogastres auch heut zu Tage noch thatsächlich vorfinden. Da nun für die Bildung der Geschlechtsproducte eine beständige Zufuhr von Nährstoffen unentbehrlich ist, so ergiebt sich hieraus der Übertritt solcher aus dem Blut in die Gonadenhöhlen ganz von selbst. Von da aus aber hatten diese Stoffe freien Zutritt

in den weiteren, nämlich den pericardialen Cölomabschnitt dank der offenen Communication desselben mit der Genitaldrüsenhöhle. Mit einem Worte — auch bei den Mollusken hatte die Cölomflüssigkeit ursprünglich offenbar die Bedeutung nicht einer excretorischen, sondern einer nutritiven, lymphartigen Flüssigkeit.

Übrigens gelangt auch Ziegler in seinem Referate nach einer eingehenden Prüfung der einschlägigen vergleichend-anatomischen Thatsachen zu demselben »Endresultate«, dass bei den Mollusken wahrscheinlich die Gonaden ursprünglich auch der »secundären Leibeshöhle angehörten wie wir es bei den Cephalopoden sehen) und die Genitalhöhle sich successive von derselben abtrennte«. Die Mollusken liefern uns somit sehr werthvolle, wenngleich indirecte Hinweise auf die ursprüngliche Bedeutung des Cöloms, jedoch sind dieselben, wie man sieht, für eine Erklärung des Ursprungs der secundären Leibeshöhle aus der excretorischen Thätigkeit des Thierkörpers keineswegs günstig.

Nach allen vorhergehenden Erörterungen ist ferner einleuchtend, dass Faussek die Grundfunctionen der metanephridialen Nierenorgane durchaus unrichtig dargestellt hat. Diese Organe sind schon dort, wo wir sie zum ersten Mal antreffen, d. h. bei den einfachsten Anneliden, mit einem drüsig-excretorischen Abschnitte ausgestattet, der nur dann fehlt, wenn die Nephridien ausschließlich als Ausführungswege der Geschlechtsproducte dienen. Dank dem Vorhandensein eines besonderen Excretionsepithels sind diese Nephridialschläuche befähigt, unbrauchbare und schädliche Stoffwechselproducte aus dem Blute und der Cölomflüssigkeit in eben derselben Weise zu extrahiren, wie es die Protonephridien in Bezug auf ihre Umgebung thun. Diese Ähnlichkeit in der Wirkungsweise tritt besonders deutlich bei den Mollusken zu Tage, wo der drüsige Theil der bleibenden Niere sich gewöhnlich ganz im Bereiche der primären Leibeshöhle befindet. Gewiss besteht ein fundamentaler Unterschied zwischen Proto- und Metanephridien in der Ausstattung der letzteren mit einem offenen Trichter, doch ist ein solcher für die Ausfuhr der Excretionsproducte aus dem Körper nicht unumgänglich nothwendig. Das beweist das Vorkommen einer ganzen Reihe von Nierenorganen, deren Lumen gegen die allgemeine Leibeshöhle hin vollkommen abgeschlossen ist. In dieser Gestalt erscheinen die Excretionsorgane der niederen Thiere, und die höchsten Vertreter verschiedener Gruppen erreichen ein ähnliches Verhalten, welches als

beste Vorkehrung gegen eine nutzlose Verschwendung der für den Organismus so wichtigen Eiweißstoffe erscheint, die zusammen mit der Cölomflüssigkeit durch die Wimpertrichter der Metanephridien eventuell aus dem Körper hinausgeschafft werden könnten. Außerdem sahen wir, dass das typisch ausgebildete Cölom nirgends die Bedeutung eines einfachen Excretionsbehälters hat; folglich konnte auch die Bildung der inneren Öffnungen der Metanephridien nicht durch das Bedürfnis hervorgerufen worden sein, für die Excretionsproducte einen offenen Ausgang aus dem Cölom zu schaffen.

Das Zustandekommen der Nephridialtrichter lässt sich viel besser vom Standpunkte derjenigen Theorie erklären, nach welcher die secundäre Leibeshöhle der Erweiterung von Gonadenhöhlen ihren Ursprung verdanken soll, da die Ausfuhr der Geschlechtsproducte unbedingt eine offene Communication mit der Außenwelt verlangt. Ist aber einmal eine solche Communication zu Stande gekommen, so wird es nicht schwer sich vorzustellen, dass die betreffende Vorkehrung nachträglich auch die Rolle übernommen haben möchte, aus dem Cölom die mit Zerfallsproducten beladenen Phagocyten, sowie auch eventuell das überflüssige Wasser mit den in Lösung befindlichen Salzen hinaus zu schaffen. Das Eiweiß nun, das, wie z. B. bei Anneliden, mit der Cölomflüssigkeit in die Lichtung der Nephridialschläuche gelangen kann, dürfte hier möglicher Weise von den Zellen des Excretionsepithels, die ja überhaupt verschiedene chemotactische Eigenschaften besitzen, resorbirt und so im Organismus zurückbehalten werden.

Wir sehen also, dass die Theorie Ziegler's vom Ursprunge der secundären Leibeshöhle von Excretionsapparaten, sowie die Modification dieser Theorie, welche uns Faussek vorschlägt, auf sehr schwacher Grundlage aufgebaut sind.

Zu allem Gesagten wäre noch hinzuzufügen, dass beide Autoren den folgenden, wichtigen Umstand gar nicht bedacht haben. Auch wenn wir die Frage bei Seite lassen, ob das ganze Cölomepithel ursprünglich die Bedeutung eines Geschlechtsgewebes gehabt habe, oder ob die Urgeschlechtszellen in dasselbe secundär eingewandert seien, so können wir doch die Thatsache nicht in Abrede stellen, dass das typische Cölom auf den niedersten Stufen seines Vorkommens als ein Hohlraum erscheint, in welchem die Geschlechtsproducte sich bilden und reifen. Will man nun die Nephrocöltheorie und besonders die Auffassung Faussek's gelten

lassen, der zufolge die secundäre Leibeshöhle bei ihren ersten phylogenetischen Anfängen bloß ein Behälter für Wasser und die Zerfallsproducte des Körpers gewesen sei, so ist man gezwungen auch zuzugeben, dass bei den Vorfahren sämmtlicher Cölomaten die Bildung der Geschlechtsproducte sich unter den denkbar ungünstigsten Bedingungen abgespielt haben muss — nämlich in einem von Excretionsproducten inficirten Medium.

Zu einem solchen Schlusse führt unvermeidlich diese »physiologische Cölomtheorie«.

Bei Abfassung meiner russischen Arbeit hatte ich eine Abhandlung Polejaeff's (1893), in welcher über Mesoderm, Leibeshöhle und dergleichen Dinge allgemeine Betrachtungen angestellt werden, ganz außer Acht gelassen und will nun hier das Versäumte nachholen.

Das erste Entstehen einer Leibeshöhle überhaupt führt der Verfasser auf das Bedürfnis zurück, im Inneren des Thierkörpers ausgiebigere Ernährungsbedingungen für die vom Darme weiter abgelegenen Körpertheile zu schaffen. Später, nachdem die Bildung der hauptsächlichsten Blutgefäßstämme zu Stande gekommen sei, habe die allgemeine Leibeshöhle ihre Beziehungen zu den Processen der Ernährung eingebüßt und eine excretorische Bedeutung erhalten. Diesem Umstande sei es wahrscheinlich zuzuschreiben, nicht nur dass die Protonephridien mit ihren terminalen Excretionszellen im Parenchym endigen, sondern auch, dass sich die Metanephridien durch ihre Wimpertrichter direct in die Leibeshöhle öffnen. Endlich wären dank der progressiven Ausbildung des Gefäßsystems die Excretionsorgane zu diesem in unmittelbare Beziehung getreten, wonach die bezüglichen Trichter überflüssig geworden und einer regressiven Entwicklung anheimgefallen seien, und damit wäre die ganze physiologische Bedeutung der Leibeshöhle auf die eines abgeschlossenen Behälters für gewisse Organsysteme herabgesetzt worden.

Wir haben es hier also auch mit einer Art von physiologischer Nephrocöltheorie zu thun, die mit derjenigen Fausek's in mancher Hinsicht unverkennbare Ähnlichkeit hat, was Letzterem aber wiederum gänzlich entgangen zu sein scheint. Sie unterscheidet sich jedoch von derselben wesentlich dadurch, dass der Verfasser überhaupt

keinen principiellen Gegensatz zwischen primärer und secundärer Leibeshöhle anerkennt.

Dem entsprechend giebt Polejaeff natürlich auch nicht zu, dass zwischen Mesenchym und Cölothel ein fundamentaler Unterschied bestehe. Gegen Kleinenberg behauptet er nun, dass das Mesoderm eben so gut wie Ecto- und Entoderm ein Keimblatt sei, denn alle drei wären eigentlich nicht viel mehr als topographische Begriffe: man habe eben den beiden primären Keimblättern im Allgemeinen eine viel zu große Bedeutung beimessen wollen. Da sowohl das Mesoderm als auch die Urgeschlechtszellen bald vom Ectoderm, bald vom Entoderm herrührten, so erblickt Polejaeff darin den Beweis dafür, dass beide Keimblätter noch die Eigenschaften des Blastoderms beibehalten hätten, dass also ihre Elemente potentiell zu gleicher Zeit ecto- und entodermal seien. Der Verfasser geht noch weiter, indem er unter Hinweis auf die bekannten Experimente von Driesch behauptet, dass die Zellen aller drei Keimblätter offenbar äquivalent seien, und eine jede von ihnen, wenn sie isolirt in die nöthigen Bedingungen versetzt werden könnte, sich gewiss zu einem vollständigen, wenn auch vielleicht pygmäenhaften Organismus entwickeln würde. Im Einklange mit dieser Auffassung ist Polejaeff denn auch der Meinung, dass bei den Vorfahren der Metazoen keine Sonderung der Elemente in somatische und Propagationszellen wie etwa bei *Volvox* bestanden habe, und sucht dieselbe durch den Hinweis darauf zu stützen, dass wir eine vorzeitig frühe Differenzirung der Urgeschlechtszellen immer nur bei Vertretern sehr wenig ursprünglicher Thiergruppen anträfen, so bei Chätognathen, Arthropoden und, wie er glaubt, auch bei gewissen Mollusken, Anneliden und Bryozoen. Bezüglich der drei letzteren Thiergruppen hält nämlich Polejaeff es für sehr wahrscheinlich, dass die Urmesoblasten nichts Anderes seien als vorzeitig differenzirte Urgeschlechtszellen und mit der Mesodermbildung überhaupt nichts zu schaffen hätten.

Der theoretische Standpunkt, welchen Polejaeff einnimmt, ist von dem meinigen so grundverschieden, dass ich auf eine Discussion seiner allgemeinen Anschauungen begreiflicher Weise hier Verzicht leisten muss. Für die Sonderfragen über das Mesoderm und die Leibeshöhle aber ergeben sich meines Erachtens die betreffenden Erwiderungen aus der vorliegenden Arbeit von selbst.

Litteraturverzeichnis.

Apáthy, S. 1889. Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? Biol. Centralbl. 9. Bd.

—— 1891. Keimstreifen und Mesoblaststreifen bei Hirudineen. Z. Anzeiger 14. Jahrg.

Balfour, F. 1880—81. Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1. u. 2. Bd. Jena.

Beard, J. 1884. On the life-history and development of the genus *Myxostoma*. Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd.

Bergh, R. S. 1885 A. Über die Metamorphose von *Nephelis*. Zeit. Wiss. Z. 41. Bd.

—— 1885 B. Die Metamorphose von *Aulastoma gulo*. Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd.

—— 1885 C. Die Excretionsorgane der Würmer. Kosmos 17. Bd.

—— 1886 A. Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsinen und der Kieferegel. Z. Anzeiger 9. Jahrg.

—— 1886 B. Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden mit besonderer Rücksicht auf das sog. mittlere Keimblatt und das Centralnervensystem. Kosmos 2. Bd.

—— 1888. Zur Bildungsgeschichte der Excretionsorgane bei *Criodrilus*. Arb. Z. Inst. Würzburg 8. Bd.

—— 1890 A. Ein moderner Theoretiker und seine Methodik. Zur Abwehr gegen Herrn Rabl. Z. Anzeiger 13. Jahrg.

—— 1890 C. Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Zeit. Wiss. Z. 50. Bd.

—— 1891. Idem. 2. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. ibid. 52. Bd.

—— 1895. Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden.

Bourne, A. G. 1884. Contributions to the anatomy of the Hirudinea. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24.

—— 1894. On certain points in the development and anatomy of some Earthworms. ibid. (2) Vol. 36.

Bülow, C. 1883. Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*. Zeit. Wiss. Z. 39. Bd.

Bürger, O. 1891. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nephelis*. Z. Jahrb. Morph. Abth. 4. Bd.

—— 1894. Idem. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulastoma gulo*. Zeit. Wiss. Z. 58. Bd.

Bütschli, O. 1877. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. 3. Zur Kenntnis des Furchungsprocesses und der Keimblätterbildung bei *Nephelis vulgaris*. ibid. 29. Bd.

—— Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Theils der Metazoen. Morph. Jahrb. 8. Bd.

Butschinski, P. 1881. Zur Frage nach der Entwicklung des Regenwurmes *Lumbricus terrestris*. (Russisch.) Nachr. Neurussisch. Ges. Nat. Odessa 7. Bd.

Cholodkowsky, N. 1892. Contributions à la théorie du mésoderme et de la métamérie (Communication préliminaire). Congrès Internation. Z. 2. Sess.

Chun, C. 1890. Monographie der Ctenophoren. Fauna Flora Golf. Neapel 1. Mon.

Claparède & Meczнikoff. 1869. Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Zeit. Wiss. Z. 19. Bd.

Claus, C. 1874. Die Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastraeatheorie. Wien.

Conn, H. W. 1886. Life history of *Thalassema*. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3.

Cuénot, L. 1891. Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2 Part. Invertébrés. Arch. Z. Expér. (2) Tome 9.

Drasche, R. v. 1884. Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. Entwicklung von *Pomatoceros triqueter*. Wien.

—— 1885. Idem. Entwicklung von *Sabellaria spinulosa*, *Hermione hystrix* und einer Phyllodocide. Wien.

Eisig, H. 1887. Monographie der Capitelliden. Fauna Flora Golf. Neapel 16. Mon.

—— 1898. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Z. Stat. Neapel 13. Bd.

Emery, C. 1886. La régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides polychètes. Arch. Ital. Biol. Tome 7.

Faussek, V. 1897. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. (Russisch.) Trav. Soc. Natural. Pétersbourg Vol. 28 Livr. 2.

—— 1899. Über die physiologische Bedeutung des Cöloms. ibid. Vol. 33 Livr. 1.

—— 1900. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitth. Z. Stat. Neapel 14. Bd.

Fraipont, J. 1888. Le genre *Polygordius*. Fauna Flora Golf. Neapel 14. Mon.

Giard, A. 1876. Note sur le développement de la *Salmacina Dysteri*. Compt. Rend. Tome 82.

Goette, A. 1882. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Beschreibender Theil. Leipzig.

—— 1884. Idem. 2. Vergleichender Theil. Hamburg u. Leipzig.

—— 1886. Idem. 3. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spongilla fluviatilis*. Hamburg u. Leipzig.

Goodrich, E. S. 1895. On the cœlom, genital ducts and nephridia. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 37.

—— 1899. On the communication between the cœlom and the vascular system in the leech, *Hirudo medicinalis*. ibid. Vol. 42.

Grobben, C. 1884. Morphologische Studien über Harn- und Geschlechtsapparat sowie Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd.

—— 1888. Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. ibid. 7. Bd.

—— 1889. Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden, nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. Sitz. Ber. Akad. Wien 97. Bd.

Haeckel, E. 1896. Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere. Berlin.

Häcker, V. 1895. Die spätere Entwicklung der *Polynoë*-Larve. Z. Jahrb. Morph. Abth. 8. Bd.

—— 1896. Pelagische Polychätenlarven. Zeit. Wiss. Z. 62. Bd.

Harmer, S. F. 1889. Notes on the anatomy of *Dinophilus*. Journ. Mar. Biol. Ass. Vol. 1.

Hatschek, B. 1877. Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeit. Wiss. Z. 29. Bd.
—— 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Z. Inst. Wien 1. Bd.
—— Über Entwicklungsgeschichte von *Echiurus*. ibid. 3. Bd.
—— 1885 A. Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. ibid. 6. Bd.
—— 1885 B. Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus*. ibid. 6. Bd.
—— 1888—91. Lehrbuch der Zoologie. Jena.
1891. Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. D. Z. Ges. 3. Vers.
Hepke, P. 1897. Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden. Zeit. Wiss. Z. 63. Bd.
Hertwig, O. & R. 1879. Studien zur Blättertheorie. 1. Die Actinien. Jena.
—— 1881. Idem. 4. Die Cölomtheorie. ibid.
Hertwig, R. 1880. Idem. 3. Über den Bau der Ctenophoren. ibid.
Kleinenberg, N. 1872. *Hydra*. Leipzig.
—— 1878. Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*. Napoli.
—— 1881. Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anellidi. Atti. Accad. Lincei.
—— 1881 A. Über die Entstehung der Eier bei *Eudendrium*. Zeit. Wiss. Z. 35. Bd.
—— 1886. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. ibid. 44. Bd.
Korschelt, E. & K. Heider. 1890. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena.
Kowalevsky, A. 1871. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg (7) Tome 16 No. 12.
—— 1897. Études biologiques sur les Clepsines. ibid. 8) Tome 5 No. 3.
Lang, A. 1881. Monographie der Polycladen. Fauna Flora Golf. Neapel 11. Mon.
—— 1884—94. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Jena.
Lankester, E. R. 1873. On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origin of vascular and lymph systems. Ann. Mag. N. H. (4) Vol. 11.
—— 1875. On the invaginate planula, or diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15.
—— 1877. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom. ibid. Vol. 17.
Leuckart, R. 1863. Die Parasiten des Menschen. 1. Bd.
Mead, A. D. 1894. Preliminary account of the cell-lineage of *Amphitrite* and other Annelids. Journ. Morph. Boston Vol. 9.
Metschnikoff, E. 1871. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. Mélang. Biol. Pétersbourg Tome 7.
—— 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeit. Wiss. Z. 24. Bd.
—— 1882. Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen. ibid. 37. Bd.
—— 1886. Embryologische Studien an Medusen. Wien.
Meyer, E. 1887. Studien über den Körperbau der Anneliden. 1—3. Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd.

Meyer, E. 1888. Idem. 4. ibid. 8. Bd.
—— 1890 A. Die Abstammung der Anneliden. Biol. Centralbl. 10. Bd.
—— 1890 B. Über die Segmental- und Geschlechtsorgane von *Lopadorhynchus* (Russisch.) Sitz. Ber. Biol. Sect. Nat. Ges. Warschau No. 9.
—— 1891. Über die Elemente der Lymphe und ihre Functionen bei den Terebelloiden. (Russisch.) ibid. No. 6.
Michel, A. 1896 A. Sur l'origine du bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. Compt. Rend. Tome 123.
—— 1896 B. Sur la différenciation du bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. ibid.
Nusbaum, J. 1886. Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. Arch. Slav. Biol. Tome 1.
Oka, A. 1894. Beiträge zur Anatomie von *Clepsine*. Zeit. Wiss. Z. 58. Bd.
Pereyaslawzewa, S. 1896. Mémoire sur l'organisation de la *Nerilla antennata*. Ann. Sc. N. (8) Tome 1.
Platt, J. 1894. Ontogenetische Differenzirung des Ectoderms in *Necturus*. Arch. Mikr. Anat. 43. Bd.
—— 1897. The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morph. Jahrb. 25. Bd.
Polejaeff, N. 1893. Sur la signification systématique du feuillet moyen et de la cavité du corps. Congrès Internation. Z. 2. Sess. 2. Part.
Polejaeff, N. & Schimkewitsch, W. 1891. Lehrbuch der Zoologie der Wirbelthiere. (Russisch.) Petersburg.
Rabl, C. 1879. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. 5. Bd.
—— 1889. Theorie des Mesoderms. ibid. 15. Bd.
—— 1897. Idem. Separatausgabe. 1. Bd. Leipzig.
Randolph, H. 1891. The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Z. Anzeiger 14. Jahrg.
Rathke, H. 1862. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig.
Repiachoff, W. 1881. Zur Entwicklungsgeschichte des *Polygordius flavocapitatus* und *Saccocirrus papillocercus*. Z. Anzeiger 4. Jahrg.
Robin, C. 1875. Mémoire sur le developpement embryogénique des Hirudinées. Mém. Acad. Sc. Paris Tome 40 No. 9.
Roule, L. 1887. Sur la formation des feuillets blastodermiques chez une Annélide polychète (*Dasychone lucullana*). Compt. Rend. Tome 105.
—— 1889. Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin (*Enchytraeoides Marioni*). Ann. Sc. N. (7) Tome 7.
—— 1891. Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. ibid. (7) Tome 11.
—— 1897. L'embryologie comparée. Paris.
Salensky, W. 1876. Über die Metamorphose des *Echiurus*. Morph. Jahrb. 2. Bd.
—— 1882 (1882 C). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Biol. Centralbl. 2. Bd.
—— 1882 A. Études sur le développement des Annélides. I, 1. Arch. Biol. Tome 3.
—— 1882 B. Idem. I, 2. ibid.
—— 1883. Idem. I, 3—5. ibid. Tome 4.
—— 1886. Die Urform der Heteroplastiden. Biol. Centralbl. 6. Bd.

Salensky, W. 1887 A. Études sur le développement des Annélides. Développement de *Branchiobdella*. Arch. Biol. Tome 6.
—— 1887 B. Idem. 2. Conclusions et réflexions. ibid.
—— 1887 C. Études sur le développement du Vermet. ibid.
Samassa, P. 1892. Zur Histologie der Ctenophoren. Arch. Mikr. Anat. 40. Bd.
—— 1893. Über die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2) 5. Bd.
Schimkewitsch, W. 1895. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom weißen Meere. Zeit. Wiss. Z. 59. Bd.
—— 1896. Studien über parasitische Copepoden. ibid. 61. Bd.
—— 1898. Über die Entwicklung des Darmcanals bei einigen Arachniden. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 29 Livr. 2.
Schneider, G. 1899. Über Phagocytose und Excretion bei den Anneliden. Zeit. Wiss. Z. 66. Bd.
Sedgwick, A. 1884. Origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24.
Semper, C. 1876. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. 3. Strobilation und Segmentation. Arb. Z. Inst. Würzburg 3. Bd.
Spengel, J. W. 1879. Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von *Bonellia*. Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd.
Stosisch, M. 1878. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Sitz. Ber. Akad. Wien. 77. Bd. 1. Abth.
Thiele, J. 1891. Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jena. Zeit. Naturw 25. Bd.
Vejdovsky, F. 1888—92. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag. 1888. 1. Hft. 1890. 2. Hft. 1892. 3. u. 4. Hft.
Weismann, A. 1883. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena.
Whitman, C. O. 1878. The embryology of *Clepsine*. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18.
—— 1887. A contribution to the history of the germ-layers in *Clepsine*. Journ. Morph. Boston Vol. 1.
Wilson, E. B. 1887. The germ-bands of *Lumbricus*. ibid.
—— 1889. The embryology of the Earthworm. ibid. Vol. 3.
—— 1890. The origin of the mesoblast-bands in Annelids. ibid. Vol. 4.
—— 1892. The cell-lineage of *Nereis*. ibid. Vol. 6.
Wistinghausen, C. v. 1891. Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd.
Ziegler, E. 1885. Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Zeit. Wiss. Z. 41. Bd.
- 1889. Der Ursprung der mesenchymatösen Gewebe bei den Selachiern. Arch. Mikr. Anat. 32. Bd.
- - 1898. Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. D. Z. Ges. 8. Vers.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

A After.
Aci adanale Neuromuskelanlagen (rudimentäre Analcirren).
Ad Analdrüsen.
aa Anlagen der vorderen, bleibenden Antennen.
an adanale Nervenstämme.
ap Anlagen der hinteren, bleibenden Antennen.
Bc Connective des Bauchmarks.
Bd Bauchdrüse.
Bp Bauchplatten.
Bs Bauchschild.
Bw Bauchwimperstreif.
bo Borstensäcke.
bs einzeln zerstreute Bauchschildzellen.
cm^1, *cm*^{2} erste und zweite, ventrale Commissur des larvalen Rumpfnervensystems.
cmm^1, *cmm*^{2}, *cmm*^{3} erstes, zweites und drittes Paar Neuromuskelanlagen der ventralen Commissuren.
Dm Darmmuskelzellen.
da dorsale Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre (sog. Rückenantennen).
dm Dissepimentmuskelzellen.
dn Rückennerv der unteren Hemisphäre.
dr Hautdrüsenzellen.
gaa Ganglienanlagen der vorderen, bleibenden Antennen.
gap Ganglienanlagen der hinteren, bleibenden Antennen.
gap' peripherische Ganglien derselben Organe, die sich an den Hirnconnectiven bilden.
gB Ganglienanlagen des Bauchmarks (Ganglienleisten).
go Anlagen der Nackenwimperorgane (Geruchsorgane).
ggo Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane.
ggo' peripherische Ganglien derselben Organe, die sich an den Hirnconnectiven bilden.
gl' Pharyngealganglien.
gp Parapodialganglien.
gsa Ganglienanlagen des rudimentären Scheitelantennenpaares.
gSo Ganglienanlage des rechten, normal entfalteten Scheitelwimperorgans.
Hc Hirncommissur.
hci Anlagen der Rückencirren.
hm bleibende, hämale Längsmuskulatur.
*hm** deren vordere Abschnitte, welche in die Kopfregion vorwachsen.
Ks Kopfschild.
ks gesonderte Theile desselben oder einzeln zerstreute Kopfschildzellen.
lm larvale Längsmuskeln.
ln Seitennerven.
lnm laterale Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.
lnmo obere Neuromuskelanlagen der Seitennerven.
M Mesodermstreifen; solide oder hohle Mesodermsomite.
M' erstes Mesodermsomitpaar des Rumpfes, welches später in die Kopfregion vorwächst.
MD Mitteldarm.
MP Urmesoblasten und entsprechende Endzellengruppen der Mesodermstreifen.
My adanale Mesenchymanlagen von *Polygordius*, welche den rudimentären Analcirren der *Lopadorhynchus*-Larve entsprechen.
mm Muskelzellen der Mesenterien.
my Mesenchymzellen.
mz primäre Muskelzellen.
N bleibende Nephridien.
Nz große, larvale Nervenzellen.
n Nerven.
n^1—n^5 Längsnervenpaare der oberen Hemisphäre, wovon n^2, n^3 und n^5 sich in die untere Halbkugel fortsetzen. — n^2 Hirnconnective; deren untere Fortsetzungen bilden die

Schlundconnective *Sc*. — Den oberen n^5 entspricht der unpaare, untere Rückennerv *dn*. — n^1 Nerven der Scheitelwimperorgane.

nci Anlagen der Bauchcirren.

nm bleibende, neurale Längsmuskulatur.

*nm** deren vordere Abschnitte, welche in die Kopfregion vorwachsen.

nz Nervenzellen.

nzd dorsale Nervenzellengruppe des unteren Prototrochrandes.

nzv ventrale Nervenzellengruppen des unteren Prototrochrandes.

O Mund.

Oh Mundhöhle.

Onml obere, laterale Neuromuskelanlagen des Prototrochs.

o Eier.

oNzd dorsales Paar der großen Nervenzellen des zweiten, oberen Ringsystems.

oNzv ventrales Paar der großen Nervenzellen desselben Systems.

oPnm obere, pharyngeale Neuromuskelanlagen.

orm^1, orm^2 erster und zweiter, oberer Ringmuskel.

ov Ovarium.

oz obere Prototrochzellen.

P Schlundanlagen.

Pd Anhangsdrüsen des Schlundes.

Pm Anlagen der Schlundmuskulatur.

Pma deren äußere Schichten.

Pmi deren innere Schicht (radiäre Schlundmuskulatur).

PN larvale Nephridien.

Pn bleibende Schlundnerven.

Pno obere, larvale Schlundnerven.

Pnu untere, larvale Schlundnerven.

p Peritoneum.

pn Parapodialnerven.

qm Quermuskeln oder deren Elemente.

R rosettenförmige Gruppen gelber Zellen bei der Larve von *Polygordius*.

Rm Ringmuskel des Prototrochs.

Rmz dessen Myoblasten.

Rn Ringnerv des Prototrochs.

rmz subdermale Ringmuskelzellen.

rno^1, rno^2, rno^3 erster, zweiter und dritter Ringnerv der oberen Hemisphäre.

rnu Ringnerv der unteren Hemisphäre.

Sc Schlundconnective (untere Fortsetzungen der Hirnconnective).

So rechtes, normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan.

sa rudimentäres Scheitelantennenpaar.

snm mediane Scheitelneuromuskelanlage (unpaare, rudimentäre Scheitelantenne).

sNz große Nervenzellen des dritten, oberen Ringsystems.

snz Nervenzellen der medianen Scheitelneuromuskelanlage.

so linkes, rudimentäres Scheitelwimperorgan.

st epitheliale Stützzellen der Antennenanlagen.

sz neuroepitheliale Sinneszellen.

T Nephridialtrichter.

Unml untere, laterale Neuromuskelanlagen des Prototrochs.

Unmr äquatoriale Neuromuskelanlagen der Hirnconnective.

unmr stomodäale Neuromuskelanlagen.

uNzd dorsales Paar der großen Nervenzellen des unteren Ringsystems.

uNzl laterale Nervenzellengruppen desselben Systems.

uNzv ventrales Paar der großen Nervenzellen desselben Systems.

uPnm untere, pharyngeale Neuromuskelanlagen.

urm unterer Ringmuskel.

uz untere Prototrochzellen.

Ve intersegmentale Ringgefäße.

VD Vorderdarm (Stomodäum).

VDn larvale Stomodäalnerven.

vn Bauchnerven.

vnm ventrale Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Wz große Wimperzellen des Prototrochs (Hauptzellen) und des rechten Scheitelwimperorgans.

wf Wimperfeldzellen des letzteren.

wz Wimperzellen des linken, rudimentären Scheitelwimperorgans.

I, II, III erstes, zweites und drittes Mesodermsomitpaar (bei *Polygordius*).

1 - 7 larvale Längsmuskeln der Trochophora von *Lopadorhynchus*.
1 unpaarer Bauchmuskel der oberen Hemisphäre.
1*a*, 1*b* äußerer und innerer Wurzelstrang des unpaaren Bauchmuskels der unteren Hemisphäre.
2—7 paare Muskeln.

Tafel 12.

Alle Figuren dieser Tafel beziehen sich auf die Entwicklung von *Polygordius* und sind bei einer Vergrößerung von ca. 350/1 dargestellt. Eine Ausnahme bilden bloß die Fig. 26, 28 und 29, die bei 330facher Vergrößerung abgebildet wurden. Die Entwicklungsstadien der Larven sind in der Weise bezeichnet, dass die entsprechenden Habitusbilder der Arbeit Hatschek's (1878 in Klammern angeführt wurden. Wenn dann die Zeichen > oder < davorgestellt sind, so bedeutet dass, dass die Larve etwas älter oder jünger als das in der angezeigten Figur von Hatschek dargestellte Stadium war; ein — zwischen den Zahlen dagegen bedeutet ein Mittelstadium.

Fig. 1. Theil der unteren Hemisphäre einer ganz jungen Trochophora von außen betrachtet. Allgemeine Ansicht des Mesodermstreifens der einen Seite und der benachbarten Gebilde. (Fig. 22—23.)
Fig. 2. Mesodermstreif derselben Seite von innen betrachtet. (Fig. 22—23.)
Fig. 3—17. Serie vertikaler Schnitte von einer ganz jungen Trochophora. Die Schnittfläche kreuzt die Sagittalebene in einem Winkel von 45°, so dass der Mesodermstreif der einen Seite, Fig. 3—5, der Länge nach, derjenige der anderen Seite, Fig. 6—17, quer getroffen ist. (Fig. 22—23.)
Fig. 18—23. Serie frontaler Vertikalschnitte von einer Larve mit verlängertem Rumpfkegel. (Fig. 24.)
Fig. 24. Querschnitt durch den hinteren Theil des Rumpfkegels von einer etwas älteren Larve. (Fig. 25.)
Fig. 25. Querschnitt aus derselben Serie, nur etwas mehr nach vorn. (Fig. 25.)
Fig. 26. Querschnitt aus der mittleren Rumpfregion von einer in der Metamorphose befindlichen Larve. (< Fig. 32).
Fig. 27. Frontaler Vertikalschnitt. Vorderer Theil der einen Seite des Rumpfabschnittes einer Larve mittleren Alters. (> Fig. 26.)
Fig. 28. Vorderer Theil eines Sagittalschnittes von einer Larve mit langem, wurmförmigem Rumpfabschnitte. (Fig. 29.
Fig. 29. Querschnitt durch die präorale Region einer in der Metamorphose befindlichen Larve. Der Schnitt hat die Längsachse des Körpers etwas schräg getroffen. (< Fig. 32.)
Fig. 30. Querschnitt durch den Vorderdarm einer Larve mittleren Alters. (> Fig. 26.)
Fig. 31. Horizontaler Längsschnitt durch den Vorderdarm von einer Larve desselben Stadiums. (> Fig. 26.)

Tafel 13—17.

Die Abbildungen dieser Tafeln beziehen sich auf die Entwicklung von *Lopadorhynchus*. Die Entwicklungsstadien sind in ähnlicher Weise, wie für die Abbildungen der ersten Tafel gekennzeichnet, indem die entsprechenden Habitusbilder der Arbeit Kleinenberg's (1886) angegeben sind.

Tafel 13 u. 14.

Halbschematische Diagramme einer ziemlich jungen Trochophora. (< Fig. 5.) Vergr. ca. 200/1.

Hier bedeuten:

gelb: nervöse Gebilde,
grün: primäre Muskelzellen und Muskeln,
rosa: mesoepitheliale Bildungen (secundäres Mesoderm oder Cölothel und dessen Derivate).

Fig. 32—39. Serie transversaler Diagramme.

Fig. 32. System des dritten, oberen Ringnerven.
Fig. 33. System des zweiten, oberen Ringnerven.
Fig. 34. System des ersten, oberen Ringnerven.
Fig. 35. Anlage des gleichfalls zu diesem Systeme gehörigen Nackenwimperorgans der einen Seite.
Fig. 36. Oberer Abschnitt des äquatorialen Ringsystems (System des Prototrochringnerven).
Fig. 37. Unterer Abschnitt desselben Systems.
Fig. 38. System des unteren Ringnerven.
Fig. 39. Untere Fläche der Larve.

Fig. 40—44. Serie frontaler Diagramme.

Fig. 40. Vordere Fläche der Larve (bis zur Ebene der Hirnconnective).
Fig. 41. Ebene der Hirnconnective.
Fig. 42. Ebene des dritten Längsnervenpaares.
Fig. 43. Ebene des vierten Längsnervenpaares.
Fig. 44. Hintere Fläche der Larve (angefangen von der Ebene des fünften Längsnervenpaares).

Tafel 15—17.

Histologische Abbildungen verschiedener Theile der Larve und des jungen Wurmes. Viele Figuren dieser Tafeln sind Combinationen mehrerer auf einander folgender Schnitte ein und derselben Serie, stellen also gewissermaßen dicke Schnitte vor. Die Richtung der Schnittfläche zur Hauptachse des Körpers ist durch Buchstaben angegeben; es bedeuten:

Q Querschnitte,
F Frontalschnitte,
S Sagittalschnitte,
F-Q Schnitte, deren Fläche von der Frontalebene etwa in einem Winkel von 45° gegen die Transversalebene hin abweicht,
F-S Schnitte, deren Fläche von der Frontalebene etwa eben so viel gegen die Sagittalebene hin abweicht,
S-Q Schnitte, deren Fläche von der Sagittalebene etwa eben so viel gegen die Transversalebene hin abweicht.

Außer Fig. 116, deren Vergrößerung ungefähr 200/1 beträgt, sind alle Abbildungen bei einer Vergrößerung von ca. 350/1 hergestellt.

Tafel 15.

Fig. 45—47. Obere und untere laterale Neuromuskelanlagen des Prototrochs. Alle drei Figuren aus je zwei Schnitten combinirt. *F.* (Fig. 3.)

Fig. 48. Obere, laterale Neuromuskelanlage desselben Ringsystems. *F.* Fig. 2.

Fig. 49—50. Austritt primärer Muskelzellen aus dem Ectoderm am oberen Prototrochrande. *F.* (> Fig. 5.)

Fig. 51. Abgangsstelle eines Längsnerven des ersten Paares vom Ringnerven des Prototrochs. *S.* (Fig. 6.)

Fig. 52. Hintere Hälfte eines Schnittes durch die Ebene des einen der beiden larvalen Längsmuskeln 7. *S.* (Fig. 3.)

Fig. 53. Vorderdarm mit Schlundanlage der einen Seite; obere und untere pharyngeale Neuromuskelanlage. Aus drei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 6.)

Fig. 54. Anlage eines Nackenwimperorgans. *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 55—57. Anlagen einer hinteren, bleibenden Antenne und eines Nackenwimperorgans. *F.* (Fig. 2.)

Fig. 58. Anlage eines Nackenwimperorgans. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 6.)

Fig. 59—60. Anlagen einer hinteren, bleibenden Antenne und eines Nackenwimperorgans. Fig. 59 ist aus zwei Schnitten combinirt. *F-S.* (> Fig. 5.)

Fig. 61—63. Dieselben Anlagen. *F-S.* (> Fig. 6.)

Fig. 64—66. Anlage einer hinteren, bleibenden Antenne. *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 67—68. Dieselbe Anlage. *Q.* (Fig. 6.)

Fig. 69. Austritt primärer Muskelzellen aus dem Ectoderm am larvalen Längsmuskel 4 im Bereich des ersten oberen Ringsystems. *F.* (Fig. 3.)

Fig. 70. Hinterer Abschnitt des ersten oberen Ringnerven mit den dorsalen Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre (Rückenantennen). *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 71. Dieselben Gebilde der einen Seite. *Q.* (Fig. 6.)

Fig. 72. Austritt primärer Muskelzellen am larvalen Längsmuskel 5 im Bereiche desselben Ringnerven. *F.* (Fig. 4.)

Fig. 73. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite. Abgang des entsprechenden Längsnerven vom Ringnerven des Prototrochs. Aus drei Schnitten combinirt. *F-S.* (Fig. 3.)

Fig. 74. Dasselbe Organ. Aus fünf Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.

Fig. 75. Rechtes, normal ausgebildetes und linkes, rudimentäres Scheitelwimperorgan, sowie die Anlage der linken vorderen, bleibenden Antenne. Die Beziehungen dieser Gebilde zur Hirncommissur. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)

Tafel 16.

Fig. 76—78. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite. Anlagen einer vorderen, bleibenden Antenne und einer rudimentären Scheitelantenne. Kopfschild. Rechte Schlundanlage am Vorderdarme. Fig. 76 aus zwei, Fig. 77 u. 78 aus je drei Schnitten combinirt. *S-Q.* (Fig. 5.)

Fig. 79. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite und Anlage einer rudimentären Scheitelantenne. Deren Beziehungen zum Gehirn. Kopfschild. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 6.)

Fig. 80—81. Rudimentäres Scheitelwimperorgan der linken Seite. Anlage einer rudimentären Scheitelantenne und Kopfschild. *F-S.* (< Fig. 5.)

Fig. 82. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite, Anlage einer vorderen, bleibenden Antenne und deren Beziehungen zum Gehirn. Theile des ersten und zweiten oberen Ringsystems. Aus drei Schnitten combinirt. *S-Q.* (Fig. 5.)

Fig. 83—84. Seitenabschnitt des zweiten oberen Ringsystems. Fig. 83 aus zwei Schnitten combinirt. *S-Q.* (Fig. 5.)

Fig. 85. Mediane Scheitelneuromuskelanlage (unpaare, rudimentäre Scheitelantenne) und Wimperfeld des rechten Scheitelwimperorgans. Aus drei Schnitten combinirt. *S.* (> Fig. 5.)

Fig. 86. Mediane Scheitelneuromuskelanlage und Anlagen der paaren rudimentären Scheitelantennen. Aus drei Schnitten combinirt. *F.* (> Fig. 6.

Fig. 87. Die beiden großen Nervenzellen des dritten, oberen Ringsystems. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 2.

Fig. 88. Theil des unteren Abschnittes vom äquatorialen Ringsystem (unterer Prototrochrand). Dessen laterale Neuromuskelanlage, Neuromuskelanlage des Hirnconnectivs und ventrale Nervenzellengruppe, sowie Schlundanlage und Vorderdarmhälfte der einen Seite. Aus vier Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 89—90. Dieselben Neuromuskelanlagen und Nervenzellengruppe, sowie eine der zum unteren Ringnerven gehörigen, stomodäalen Neuromuskelanlagen der anderen Seite. Fig. 89 aus drei, Fig. 90 aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* Fig. 6.)

Fig. 91. Untere, pharyngeale Neuromuskelanlagen. Aus drei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 6.)

Fig. 92. Hinterer Abschnitt des unteren Ringnerven und die demselben von oben aufliegende, dorsale Nervenzellengruppe des äquatorialen Ringsystems. *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 93—94. Theile des unteren Ringsystems. Fig. 93 aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 95. Hintere Abschnitte des äquatorialen und des unteren Ringsystems. Untere, dorsale und adanale Neuromuskelanlage (rudimentärer Analcirrus) der einen Seite. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 5.

Fig. 96—99. Stomodäale, commissurale, adanale und untere dorsale Neuromuskelanlagen der einen Seite. Vorderdarm, Bauchdrüse und Theile des Bauchschildes. *S.* (Fig. 3.)

Tafel 17.

Fig. 100. Erste larvale Bauchcommissur. Entsprechende Neuromuskelanlagen derselben und des ventralen Bauchplattenrandes. Aus drei Schnitten combinirt. *F.* (Fig. 5.)

Fig. 101. Zweite larvale Bauchcommissur. Entsprechende Neuromuskelanlagen derselben, des ventralen und lateralen Randes der Bauchplatten. *F.* (Fig. 2—3.)

Fig. 102. Obere Neuromuskelanlage des Seitennerven und Bauchplatte. *F.* (Fig. 2—3.)

Fig. 103—106. Querschnitte der Bauchplatten. Einschichtige Mesodermstreifen. *F.* Fig. 2—3.

Fig. 107. Längsschnitt einer Bauchplatte und des entsprechenden Mesodermstreifens, welcher nur ganz vorn zweischichtig geworden ist. *F-S.* (Fig. 3.)

Fig. 108. Längsschnitt einer Bauchplatte und des entsprechenden Mesodermstreifens, der sich vorn in solide Mesodermsomite zu gliedern beginnt. Adanale Neuromuskelanlage. Bauchschild. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 5.)

Fig. 109—110. Dieselben Gebilde. Hinterer Abschnitt des Mesodermstreifens, der fast ganz segmentirt ist. *S.* $\lessdot$ Fig. 6.

Fig. 111. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Bauchplatte und ein solides Mesodermsomit. *F.* (Fig. 3.)

Fig. 112. Solide Mesodermsomite und deren Beziehungen zu den metameren Gebilden der entsprechenden Bauchplatte. *S.* Fig. 6.

Fig. 113—114. Anfangsstadien des Delaminationsprocesses in den Mesodermsomiten. Deren Beziehungen zu den Anlagen der Borstensäcke. *S.* Fig. 6.)

Fig. 115. Gegenseitige Beziehungen eines delaminirenden Mesodermsomites und der Bestandtheile des entsprechenden Bauchplattenabschnittes. *F.* (Fig. 6.)

Fig. 116. Querschnitt durch die mittlere Region der Rumpfanlage. Aus drei Schnitten combinirt. *F.* (Fig. 7.)

Fig. 117. Bauchschild und Bauchdrüse. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)

Fig. 118. Theil des Vorderdarmes und Schlundanlage der einen Seite. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* ($\lessdot$ Fig. 6.)

Fig. 119. Schlundanlage der einen Seite. *F.* (Fig. 5.)

Fig. 120. Schlundanlagen beider Seiten. *F.* (Fig. 6.)

Fig. 121. Dieselben Anlagen, zu einem taschenförmigen Anhange des Vorderdarmes vereinigt. *F.* (Fig. 7.)

Fig. 122. Vorderende des Schlundes und seine Beziehungen zur Mundhöhle beim jungen Wurme. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 15.)

Fig. 123. Vorderende einer Anhangsdrüse des Schlundes und ihre Beziehungen zur Mundhöhle beim jungen Wurme. *S.* (Fig. 15.

Fig. 124. Querschnitte der Anhangsdrüsen des Schlundes vom jungen Wurme. *Q.* (Fig. 15.)

Fig. 125—127. Gegenseitige Beziehungen der Genitaldrüsen und der bleibenden Nephridien beim jungen Wurme. *Q.* (Fig. 15.)

Die Entwicklungsgeschichte des Corallineen-Genus Sphaeranthera Heydrich.

Von

F. Heydrich

in Wiesbaden.

Mit Tafel 18.

Die eingehende Untersuchung einer Reihe von Kalkalgen, die ich vor einiger Zeit durch die Liberalität der Zoologischen Station zu Neapel[1] erhielt, erbrachte wiederum ähnliche überraschende Resultate, wie diejenigen meiner jüngsten Arbeit über *Eleutherospora*[2], weshalb es auch hier sich als nothwendig herausstellt, ein neues auf den Bau der Cultur und der geschlechtlichen sowie ungeschlechtlichen Früchte begründetes Genus aufzustellen.

In *Sporolithon*[3] hatte ich ein weibliches Organ gefunden, welches Auxiliarzelle und Carpogonium an einem Zellfaden terminal und neben einander vereinigt; die Auxiliarzelle bringt dann den Gonimoblasten hervor, welcher sich quirlständig entwickelt; dabei stehen männliche und weibliche Organe auf getrennten Individuen. Später gesellte sich zu *Sporolithon* als zweites gutbegrenztes Genus *Eleutherospora*[4], dessen Procarp aus zwei über einander stehenden Zellen besteht, dem Carpogonium und der Auxiliarzelle, wobei die letztere direct zur Spore sich ausbildet.

[1] Ich erlaube mir, auch an dieser Stelle den Herren jener Anstalt meinen verbindlichsten Dank für die wiederholten Zusendungen auszusprechen.

[2] Heydrich, F., Die Lithothamnien von Helgoland. in: Wiss. Meeresunt. Komm. Wiss. Unt. D. Meere 2) 4. Bd. Abth. Helgoland 1900 pag. 63—74 Taf. 2 Fig. 1—14.

[3] Heydrich, F., Über die weiblichen Conceptakeln von *Sporolithon*. in: Bibl. Bot. 1889 Heft 49.

[4] Heydrich, F., Die Lithothamnien von Helgoland.

Wie bereits in der Untersuchung über *Eleutherospora* mitgetheilt, beruht die bisherige Kenntnis des weiblichen Organs der Corallinaceen auf den Arbeiten von Thuret & Bornet[1], Graf zu Solms[2] und Schmitz[3], wonach Auxiliarzelle und Carpogonium sich seitlich an der vorletzten Zelle eines Fadens befinden; beide verbinden sich zur Fusionszelle, und diese entwickelt die kettenförmigen Gonimoblasten. Jetzt konnte ich noch ein drittes Procarp beobachten, welches vollkommen getrennt die Ausbildung von Procarp und Auxiliarzelle bewirkt, dabei aber die Spermatien in kleinen kugeligen Antheridien ausbildet.

Die Diagnose des neuen Genus würde daher folgendermaßen lauten:

Sphaeranthera Heydrich[4].

Thallus verkalkt, mittels einer Rhizoidenschicht, die nicht ins Gewebe der Wirthpflanze eindringt, angeheftet, aus vielen Zelllagen bestehend und nicht gegliedert. Tetrasporen in conceptakelähnlichen Sori. Sexualorgane in Conceptakeln. Carpogonien terminal, Auxiliarzellen intercalar an verschiedenen Zellfäden, Auxiliarzelle wird zum ein- oder mehrsporigen Gonimoblast. Spermatien in kugelförmigen Antheridien ausgebildet, diese in Conceptakeln. Männliche und weibliche Früchte auf verschiedenen Individuen.

Nachdem der Genusbegriff kurz definirt ist, erscheint es vor Allem nothwendig, die erste Species nach Habitus, Vegetations- und Befruchtungsorganen genau festzulegen:

Sphaeranthera decussata (Solms) Heydr.[5].

Im Golf von Neapel kommt nach Graf Solms[6] ein Formenkreis von Kalkalgen vor, der die überaus schwer zu trennenden Species *Lithophyllum decussatum*, *Lithothamnion ramulosum* und wohl theil-

[1] Thuret & Bornet, Études phycologiques. Paris 1878 pag. 91 Taf. 49.

[2] Graf zu Solms, Die Corallinenalgen des Golfs von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 4. Monogr. 1881 pag. 39 Taf. 2 Fig. 12, 15, 16, 17.

[3] Schmitz, Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. in: Sitzungsb. Acad. Berlin 1883 pag. 21. — Schmitz & Hauptfleisch, Florideensystem pag. 306 und pag. 538 in Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

[4] Heydrich, F., Weiterer Ausbau des Corallineensystems. in: Ber. D. Bot. Ges. 1900 pag. 315.

[5] ibid. pag. 315 Anm. 5.

[6] Solms a. a. O. pag. 14, 19, 20.

weise *L. fasciculatum* einschließt. Bereits Solms klagt über die Schwierigkeit, welche mit der Bestimmung dieser Pflanzen verbunden ist, und theilt mit[1], dass Bornet ihm *L. decussatum* als *L. lichenoides* bestimmt habe. Unstreitig gehört in diesen Formenkreis auch *L. ramulosum* hinein, denn bei der Erörterung dieser Pflanze bemerkt Solms[2] ausdrücklich: »Verschiedene Individuen haben verschiedenen Habitus, man glaubt eine Anzahl Arten scheiden zu können, am Ende fließt doch wieder Alles zum geschilderten proteischen Formenkreis zusammen. Bei weiterem Studium gelingt es indessen vielleicht, nach dem Fruchtbau dies Chaos in Arten zu scheiden.« Auch ich bin der Meinung, dass ohne eine genaue Kenntnis des Fruchtbaus eine sichere Unterscheidung nicht möglich ist; ja, ich gehe noch einen Schritt weiter und nehme besonders den Zellaufbau und die Zellgröße zum sicheren Verständnis zu Hilfe. Alsdann wird es möglich sein, dieses »Chaos«, wie es Solms sehr richtig benennt, zu ordnen, und der betrübenden Thatsache ein Ende zu machen, dass bei dem heutigen Stand der Specialwissenschaften Tausende von Exemplaren dieser Pflanze im Golf von Neapel existiren konnten, ohne genau bestimmt und scharf unterschieden werden zu können.

Historisches.

Bei der Betrachtung dieser Abtheilung kommt es darauf an, ob es möglich ist, nach den Beschreibungen oder Zeichnungen des betreffenden Autors mit Sicherheit die von mir weiter unten behandelte Pflanze zu erkennen. Ist dies nicht möglich, oder waltet irgend ein Zweifel ob, so tritt der nächstfolgende Autor in seine Prioritätsrechte ein. Die ältesten Nachrichten über ähnliche Algen, wie die hier behandelten, finden sich bei Linné, Syst. Nat. ed. 12 vol. 1 pag. 1285, ferner bei Lamouroux, Expos. méthod. pag. 47, und schließlich bei Endlicher, Supplem. III, pag. 49. Doch erscheint es, wie auch Areschoug[3] sagt, zweifellos, dass unter den Namen *Millepora coriacea* L., *Millepora decussata* Lam. und *Millepora decussata* Endl. nur *Melobesia agariciformis* oder *Lithophyllum expansum* Phil. gemeint war.

Die ersten Autoren, welche sich mit dieser Pflanze etwas ein-

[1] Solms a. a. O. pag. 15.
[2] ibid. pag. 19.
[3] Areschoug in: J. Agardh. Spec. Alg. II. pag. 517.
[4] Heydrich, F., Melobesiae. in: Ber. D. Bot. Ges. 1897 pag. 409.

gehender beschäftigten, indem sie außer der Beschreibung ein Habitusbild lieferten, waren Ellis & Solander[1]. Dort wird eine *Millepora decussata* angeführt, von der in der Beschreibung gesagt wird, dass sie »erect plates, or laminae, which cross one another« habe. Besagen nun schon die Worte »erect plates«, dass *Lithothamnion decussatum* Solms hier nicht gemeint sein kann, so beweist dies klar ein Blick auf die Abbildung Taf. 23 Fig. 9. Denn niemals besitzt *Lithothamnion decussatum* Solms solche aufrechte Laminae oder Platten, vielmehr sind diese gerade dem *Lithophyllum expansum* f. *agariciformis* eigen.

Nächst Solander war es dann 1837 Philippi[2], der ein *Lithophyllum decussatum* beschrieb. Hier sollen die Lamellen »suborbiculares, decussatae et varie congestae« sein. Zunächst erscheinen nun bei *L. decussatum* Solms niemals fast kreisförmige Lamellen, noch weniger sind sie »decussatae«, also übers Kreuz gestellt; letzteres bedeutet doch wohl nichts Anderes, als dass die Lamellen im Querschnitt senkrecht an einander stoßen. Auch giebt Philippi als Synonym die oben besprochene *Millepora decussata* Ell. & Sol. an. Gleichzeitig stellt er aber auf Taf. 9 Fig. 4 *a* bis 4 *e* einige Zellen dar, welche die Sache völlig unklar erscheinen lassen. Die Figur 4 *a* soll einen »senkrechten Durchschnitt« bieten. Das auf der Zeichnung Dargestellte gleicht aber eher den Zellen aus der Randpartie eines Thalluslappens von *L. lichenoides* (Ell. & Sol.) Heydr., als denjenigen eines *L. decussatum* Solms oder *L. expansum* f. *agariciformis*, weil das erstere thatsächlich radiäre Zellordnungen in bestimmt geführten Schnitten besitzt. Des Weiteren zeichnet Philippi Fig. 4 *c*, *d*, *e*, Reihen außerordentlich regelmäßiger Zellen, wie sie sicherlich nicht bei *L. decussatum* Solms auftreten. Leider kann in Folge dessen auch Philippi nicht die Priorität zuerkannt werden.

Der nächstfolgende Schriftsteller war Areschoug[3], welcher 1852 eine Species *Melobesia decussata* aufstellte. Der Thallus wird als »denique soluta« bezeichnet. Dies ist aber eben so wenig bei *L. decussatum* Solms der Fall, wie es nach Areschoug eine Varietät von *M. agariciformis* Pall. ist. Außerdem besitzt die Solms'sche Pflanze im trocknen Zustande keine weiße Farbe, noch sind die

[1] Ellis & Solander, The natural history of Zoophytes. 1786 pag. 131.

[2] Philippi, Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind, in: Arch. Naturg. 3. Jahrg. 1837 pag. 388.

[3] Areschoug in: J. Agardh, Spec. Alg. II. Theil 2 pag. 517.

Lobi größer und vertikal; vielmehr sind eigentliche »Lobi« ga nicht vorhanden.

In richtiger Erkenntnis dieser Umstände hat desshalb auch Hauck[1] die Priorität Solms zuerkannt und die Litteraturangaben Areschoug's und Philippi's mit einem Fragezeichen versehen.

In Folge meiner Darlegungen erscheint der Begriff einer *Melobesia decussata* (Ell. & Sol.) Aresch. völlig hinfällig; es ist also auch nicht nöthig, den Namen in *Lith. Philippii* umzuändern, wie es Forlie[2] gethan, da ein absolut sicherer Begriff für diese Pflanze durch Solms bereits gegeben war, und dieselbe, wenn ein anderer Name zu wählen wäre, *L. purpureum* Hauck[3], also nach dem nächstfolgenden Autor genannt werden müsste.

Mit um so größerer Gewissheit ist aber die Priorität des nächstfolgenden Autors, des Grafen zu Solms[4] anzuerkennen, welcher vor Allem über das Wachsthumsverhältnis der Pflanze zum Substrat und über die Früchte berichtete. Dies veranlasste Hauck[5] 1885, sein vortreffliche Abbildung zu geben. Hier stimmen Habitus, Tetrasporangien in Sori, Antheridien und Cystocarpien in Conceptakeln, Substrat, Standort — Alles überein, und somit sehe ich Graf zu Solms als den eigentlichen Begründer dieser Species an, wesshalb ihm und nicht Ellis & Solander, die Priorität zukommt.

Nach diesen Ausführungen könnten vielleicht weitere Mittheilungen überflüssig erscheinen, da Graf zu Solms und Hauck genaue Diagnosen gegeben haben; allein meine Beobachtungen über die Früchte waren so verschieden von den bisherigen Anschauungen und Auffassungen der Corallinaceen-Gruppe, wie sie von Bornet & Thuret und Solms begründet wurden, dass eine ausführliche Darlegung von Nutzen schien, um danach einen noch sichereren Begriff für unsere Pflanze zu gewinnen.

Habitus.

Um ein vollständiges Bild zu geben, kann leider, so überflüssig es auch scheinen mag, die Beschreibung des Habitus nicht übergangen werden.

[1] Hauck, Meeresalgen pag. 270.

[2] Forlie, On some Lithothamnia. in: Norske Vid. Selsk. Skrifter Trondhjem 1897 n. 1 pag. 7.

[3] Hauck, Beiträge 1878 pag. 290.

[4] Solms a. a. O. 1881 pag. 14.

[5] Hauck, Meeresalgen Taf. 1 Fig. 7 pag. 270.

Die Pflanze besteht zunächst aus einer jeder Erhebung des Substrats allseitig sich anschmiegenden, kaum $^1/_4$ mm dicken Kruste, die, anfangs etwas ausgebuchtet, nur 1 mm im Durchmesser besitzt, später aber das ganze rundliche Substrat überzieht, so dass unregelmäßig-kugelige und freiliegende höckerige Exemplare von 3—8 cm Durchmesser entstehen. Der etwas concentrisch gestreifte Rand liegt, sobald er ungehindert fortwächst, fest auf, und nur durch äußere Einflüsse ist er mitunter gezwungen, ein Stück weniger fest angeschmiegt zu sein.

Als Substrat bevorzugt die Pflanze, wie schon Solms hervorhebt, organische Stoffe, also abgestorbene Muschelschalen, Steinbrocken mit todten Röhrenwürmern etc. Ja selbst ein vollständig erhaltenes, 10 cm im Durchmesser fassendes Gehäuse eines Seeigels war vollkommen mit einer Schicht lebender *Sphaeranthera* mit großen Tetrasporangien-Sori überzogen. Der Thallus hatte ziemlich regelmäßig knotige Erhebungen, was aber nur auf die regelmäßigen Verdickungen der Seeigelschale zurückzuführen ist. Ist das Substrat glatt, so ist auch die Alge fast eben; besteht aber dasselbe z. B. aus kleinen, theilweise aufrechtstehenden Röhrchen, so umhüllt die Pflanze diese völlig, indem sie mitunter einen 1—2 cm langen und $^1/_2$ cm dicken Zweig scheinbar vorschiebt; der Bruch wird aber immer die dünne Kalkalgenkruste aufweisen.

Häufig wachsen die Krusten über einander, so dass der Bruch zwei oder drei locker über einander liegende, fast parallele Plättchen zeigt. Sterile Exemplare, sowie solche mit Tetrasporangien und Cystocarpien, haben vielfach höckerige, knotige Auswüchse, die aber, wie gesagt, nur durch das Substrat bedingt werden; dagegen bildet die männliche Pflanze häufig 1—2 mm dicke und bis 5 mm hohe Fruchtästchen, die in Abständen von etwa $^1/_2$ cm auftreten; sehr selten aber kommt dies bei den weiblichen und ungeschlechtlichen Exemplaren vor.

Die Oberfläche ist glatt, mitunter glänzend, nicht rauh; die Färbung ist beim lebenden Exemplar ein feuriges Roth, welches bei der todten Pflanze zu einem schmutzigen Weinroth bis selten zum Weiß verblasst.

Zellen.

Im Allgemeinen neigte man bisher bei Bestimmung eines *Lithothamnion* der Ansicht zu, dass Habitus und Früchte hierzu genügten. Hin und wieder wurden allerdings die Zellen zur Charakterisirung

der Pflanze mit herangezogen, aber meist legte man ihnen ein geringere Bedeutung bei. Es mag dies wohl von der großen Ver schiedenheit herkommen, welche die Zellen ein und desselben Thallu in dessen verschiedenen Theilen besitzen. Und doch bieten vielfach die Zellen das einzige Mittel, sterile Exemplare zu bestimmen.

Unter den vielen Exemplaren des in Rede stehenden Formen kreises befanden sich eine außergewöhnlich große Anzahl sterile Pflanzen, die natürlich für die Bestimmung große Schwierigkeiten ver ursachten; allein nach einer Menge von Längsbrüchen und Schnitte zeigte es sich, dass in Bezug auf die Zellordnung und Größe zwe Gruppen sich gegenüberstanden. Die eine war meist mit einer coa xillären Basalschicht und ovalen Zellen versehen, die andere ohn jene Schicht und mit meist flach-rundlichen Zellen. Ersterer Grupp gehört unsere *Sphaeranthera* an, letzterer wahrscheinlich *Lithophyllum decussatum* Foslie und *Lithothamnion ramulosum* Solms, über di ich später noch berichten werde.

Wenn oben gesagt wurde, dass *Sphaeranthera* nur »meist« mi einer coaxillären Schicht versehen sei, so erhellt daraus, dass Theil vorhanden sind, welche jene Schicht nicht besitzen. Im Allgemeine aber besteht der Thallus aus einer im unteren Theil befindliche kurzen coaxillären Schicht von 6—8 Zellen, deren Ausdehnung etw 8 μ in der Dicke und 14 μ in der Länge beträgt, und die häufig bereits gelöste Membranen aufweisen. Die Schicht sendet nun i kurzen Bögen senkrechte Zellfäden aus, die aus drei ziemlich ge trennten Schichten zusammengesetzt sind. Die untere Schicht be steht aus etwa 5—10 länglichen, 6 zu 14 μ großen und mit 12—1 körnigen Chromatophoren versehenen Zellen. Die zweite Schicht be sitzt 4—8 Zellen von nur etwa 6 μ Breite und 12 μ Länge mit 1— länglichen Chromatophoren; die Zellen der obersten 6—8 Reihe aber sind rundlich, haben 6 μ im Durchmesser, einen rundliche Chromatophor und bilden die dritte Schicht.

Die Früchte.

Aus den vorhergehenden Mittheilungen war zu erkennen, dass der Thallus aus drei verschiedenen Zellschichten sich zusammen setzt. Es entsteht nun zunächst die Frage: in welcher Schicht wird die junge Frucht gebildet? Nach den bisherigen Beobachtungen bei anderen Species, z. B. bei *Sporolithon*[1], sollte man annehmen,

[1] Heydrich, F., Die weiblichen Conceptakeln von *Sporolithon*. in: Bibl. Bot

dass die Anlagen für die Fruchtbildung in der obersten Schicht, in der Cuticula sich befinden, da hier die Zellen unverkalkt auftreten. Indessen sei, den Ergebnissen vorauseilend, bemerkt, dass nicht in dieser, sondern in der untersten Schicht die junge Fruchtanlage zur Entstehung gelangt. Da aber, wie bekannt, die Verkalkung hier schon eingetreten ist, eine neue vegetative Entwicklung in Folge dessen nicht mehr vor sich gehen kann, so sieht sich die Pflanze genöthigt nicht nur eine, sondern drei völlig neue Schichten von derselben Art wie die ersten zum Zwecke der Fruchtbildung anzulegen. Dies ist aber ein sehr bemerkenswerthes Zeichen, nicht nur für die Beurtheilung der Fruchtbildung selbst, sondern auch für die Bestimmung im Allgemeinen.

Es geschieht nämlich sehr häufig, dass die Fruchtentwicklung sistirt wird. Dann zerfallen die großen Zellen der ersten Schicht, und es entsteht ein hohler Raum. In Folge dieser Entwicklungsweise erscheint aber die Oberfläche des Thallus vielfach mit kleinen, flachen Erhebungen übersät; man glaubt, der Thallus erhalte eine neue Zuwachsschicht und bestehe folglich aus mehreren solcher Schichten. Allein dem ist nicht so, vielmehr wird diese neue Schicht nur zum Zweck der Fruchtbildung abgegrenzt.

Das männliche Organ.

Es bedarf keiner Erklärung, dass man leicht äußerlich die ungeschlechtlichen Fruchtbehälter von den geschlechtlichen unterscheiden kann; schwer ist es dagegen, die männlichen von den weiblichen zu trennen. Zunächst kommen die männlichen sowie die übrigen zerstreut auf der Thallusfläche oder auf den Spitzen der kleinen Erhebungen vor. Sind die männlichen Conceptakel unbeschädigt, so besitzen sie eine scharfe, spitze Verlängerung, welche den weiblichen fehlt. Sonst kann man sie äußerlich nicht unterscheiden.

Eine weitere Eigenthümlichkeit dieser Pflanze besteht in der Verschiedenheit der Chromatophoren in den Geschlechtsindividuen; denn während weibliche und tetrasporische Exemplare in den oberen Zellen 2 oder 3 längliche Chromatophoren besitzen, erscheinen in der männlichen Pflanze 10—20 sehr kleine, fast nur punktförmige Körnchen, die sehr schwer zu definiren sind, aber immerhin ein weiteres Merkmal darbieten, um unreife Exemplare ihrer Geschlechtszugehörigkeit nach zu erkennen.

Die Entwicklung der männlichen Conceptakel ist sehr einfach.

Nachdem wie bei der Bildung aller anderen Fortpflanzungsorgane sich aus der erwähnten ersten Schicht eine Partie von etwa 50 Zellen abgegrenzt hat, wölbt sich die Conceptaculardecke in hohem Bogen über diese Zellen und über die gemeinsame Cuticula heraus, so dass die im Längsschnitt 440 μ im Durchmesser betragende Höhle zur Hälfte über, zur Hälfte unter der Cuticula liegt. Während diese Bildung vor sich geht, nehmen die 50 Zellen des Conceptakels eine vollständige Kugelform an, bis sie etwa 40 μ im Durchmesser erreichen. Das Conceptakel erscheint nur mit ungefähr 30—40 solchen Kugeln gefüllt, deren Inhalt die Spermatien bilden.

Noch niemals wurde in der Klasse der Corallinaceen ein Antheridium beobachtet, wie es die Rhodomelaceen etc. aufweisen, und alle bisherigen Beschreibungen zeigen, wie die Antheridien durch Abschnürung aus der Conceptacularwand entstehen. Daraus ergiebt sich die Berechtigung, eine Pflanze, an welcher so besondere Eigenthümlichkeiten zu beobachten sind, als besonderes Genus auszuscheiden und dieses Genus danach zu benennen.

Es bleibt nur noch übrig, die Art der Entleerung mitzutheilen. Sobald die völlige Reife eingetreten ist, platzen die sehr dünnen Membranen der Antheridien im Conceptakel durch einen beliebigen Riss auf, und zu Tausenden treten nun die ovalen, kaum 2 μ großen Spermatien in das Conceptaculum aus und gelangen nun erst durch den sehr schmalen, 20 μ im Durchmesser betragenden Porus in das Meerwasser.

Durchschneidet man in diesem Augenblick das Conceptakel, dann erhält man dasselbe Bild, wie es Solms[1] giebt: »Auch die männliche Pflanze habe ich bloß mit veralteten in Zerstörung begriffenen Conceptaculis erhalten; dieselben sind sehr flach und unterscheiden sich von denen der *Lithophyllum expansum* dadurch, dass der Spermatien erzeugende Discus constant außer der Bodenfläche die ganze innere Seite der überwölbenden Decke bis zum Ostiolum hin überzieht.«

Im ersten Präparat kamen mir mehrere solcher von Solms beschriebenen Conceptakel vor, weil ich, wie in allen ähnlichen Untersuchungen, einen Längsschnitt gemacht hatte, und nur ganz vereinzelt konnte man ein noch geschlossenes Antheridium entdecken. Nachdem ich aber ein weiteres Präparat mittels Zerfaserung durch Nadeln hergestellt hatte, zeigten sich im Sehfeld fünf Conceptakel, in denen je 40—50 kugelrunde Antheridien eingeschlossen

[1] Solms, a. a. O. pag. 63.

waren, wie dies Taf. 18 Fig. 1, 2, 3 darstellt. Außerhalb der Conceptakel aber kamen mehrfach die geplatzten Bläschen mit sehr dünner Membran zum Vorschein, die eine unendliche Menge Spermatien ausstreuten, wie die Fig. 3 darstellt.

Das weibliche Organ.

Bei Beschreibung der männlichen Conceptakel war bereits hervorgehoben, dass die äußeren Unterschiede zwischen diesen und den weiblichen Conceptakeln nur in der flacheren Porusanlage des letzteren liegen; häufiger noch als bei der männlichen Pflanze nehmen hier die Conceptakel die Thallusfläche ein, wobei man neben kaum 300 μ im Durchmesser fassenden solche mit 1200 μ antrifft.

Graf zu Solms[1] sagt über die weibliche Pflanze dieser Species: »Und obwohl die Cystocarpien dieses Exemplars nicht zu vollkommener Reife gelangt, ihre spärlichen Sporen inhaltsarm und verschrumpft waren, so ließen sie doch die wesentliche Übereinstimmung ihres Baues und ihrer Entwicklung mit denen von *Lithophyllum expansum* zur Genüge erkennen. Wie dort ist der Discus conceptaculi zur Empfängniszeit eben, er trägt in der Mitte Büschel von Procarpien; die Peripherie ist mit den gleichen Organen im allerverkümmertsten und schon in Zerstörung begriffenen Zustande besetzt. Die Trichogyne zeichnen sich durch ihre Dicke und die starke kolbige Anschwellung ihrer Spitze aus. Bei weiterer Entwicklung tritt der centrale, die Fusionszelle mit ihren Sporenketten und Paranemata tragende Zapfen aus der vorher ebenen Discusfläche hervor.«

Es ist dies zweifellos Alles richtig beobachtet; und nur aus dem glücklichen Umstande, dass mir so günstiges Material vorlag, erklärt sich die Thatsache, dass ich ausführlichere Beobachtungen machen konnte. Hätte Graf Solms Pflanzen mit weiblichen Conceptakeln im Jugendzustande zur Verfügung gehabt, so hätte er sicherlich auch dasselbe gesehen, was ich beobachten konnte, da die Pflanze sich verhältnismäßig leicht präpariren lässt. Er würde da eben so gesehen haben, dass hier keine eigentliche »Fusionszelle« entsteht, und keine »Paranemata«, sondern nur verkümmerte Procarpien den centralen Theil des Conceptakels einnehmen.

Nachdem ich dies vorausgeschickt, darf ich wohl zur weiteren Erörterung des weiblichen Conceptakels schreiten.

---

[1] Graf zu Solms, a. a. O. pag. 63.

Lage des jungen Organs. Für diese Beobachtung eignen sich am besten solche Stellen, welche, durch die Lupe gesehen, große und kleine Conceptakel aufweisen. Stellen wir an solchen Punkten Längsschnitte her, so haben wir sämmtliche Entwicklungsstufen der Procarpien vor uns.

In meinen beiden Arbeiten über die Entwicklung des weiblichen Organs sowohl von *Eleutherospora*[1] als auch von *Sporolithon*[2] war mit besonderer Schärfe hervorgehoben und durch Zeichnungen erklärt worden, dass die erste Anlage unmittelbar unter der Cuticula stattfinde; ja bei letztem Genus hatte ich Gelegenheit zu beobachten, dass das Procarp entweder unmittelbar aus der Cuticulazelle selbst oder aus der darunterliegenden entsteht. Der Umstand, dass das Procarp-Conceptakel niemals im allerersten Entwicklungszustand gefunden werden konnte, wohl aber die einzelnen Procarpe in demselben, lässt die Vermuthung zu, dass zwar die Entwicklung auch unmittelbar unter der Cuticulazelle beginnt — d. h. der Contact mit der Cuticula geht verloren — dass aber die weitere Entwicklung so lange sistirt wird, bis sich die Conceptakeldecke und mit ihr das Ostiolum vollständig gebildet haben; alsdann erst beginnen die Trichogyne der Procarpien zu wachsen.

Die Hauptsache für die Entwicklung von *Sphaeranthera* bleibt festzustellen, dass *Eleutherospora* und *Sporolithon* sämmtliche Procarpe gleichzeitig und unmittelbar unter der Cuticula anlegen, während die von *Sphaeranthera* viel tiefer und nur nach und nach zur Vollendung gelangen. Dieser Gegensatz springt sofort in die Augen, wenn man die oben gemachte Bemerkung berücksichtigt, dass sämmtliche Früchte von *Sphaeranthera* zwischen den größeren Zellen der dritten Schicht angelegt werden, also ziemlich tief. Die Entwicklung beginnt daher, nicht wie bei den beiden vorhergenannten, auf der ganzen Reihe der procarpialen Zellen, sondern nach und nach von der Mitte aus; mit anderen Worten: die Entwicklung des weiblichen Conceptakels beginnt nicht mit der Bildung der Procarpien, sondern mit der Herstellung des Porus.

Unwillkürlich wird man geneigt sein, diese Behauptung in Zweifel zu ziehen wegen des verkalkten Thallus, indessen wird das Weitere ihre Richtigkeit zu erweisen suchen. Im Vorhergehen-

---

[1] Heydrich, F., Die Lithothamnien von Helgoland pag. 64.

[2] Ders., Über die weiblichen Conceptakel von *Sporolithon*. in: Bibl. Bot. pag. 9.

den war dargelegt, dass der sterile Thallus aus drei nach den Chromatophoren leicht zu trennenden Schichten besteht. Eben so wurde berichtet, dass die Früchte nicht, wie die der bisher beobachteten, unmittelbar unter der Cuticula zur Entwicklung gelangen, sondern viel tiefer. Da aber der verkalkte Thallus eine neue Vegetation in seinen tieferen Theilen nicht zulässt, so ist die Pflanze genöthigt, zur Bildung der Frucht auf dem primären Thallus einen secundären entstehen zu lassen. Dies geschieht in der Weise, dass eine etwa $1^1/_2$ mm große Partie der Oberflächenzellen plötzlich zu erneutem Wachsthum angeregt wird, sich vergrößert, und so eine Zuwachsschicht entsteht, deren Basis etwa $1^1/_2$ mm, deren Höhe etwa $^1/_2$ mm beträgt. Diese Zuwachsschicht erhält dann nach und nach dieselben Schichten, wie der primäre Thallus: zunächst die unmittelbar auf den Cuticulazellen aufsitzende großzellige mit 10—15 Chromatophoren, dann diejenige, deren Zellen kleiner sind und höchstens 2—3 Chromatophoren aufweisen, und schließlich die letzten Cuticulazellen mit einem länglichen Chromatophor.

Sobald nun die Entwicklung des Procarps beginnt, erkennt man auf günstig geführten Längsschnitten im Centrum jener Erhöhung das jüngste Stadium der weiblichen Conceptakelbildung: 10 oder 20 Zellfäden jener drei neuen Schichten beginnen ihre Zellen zu lockern und den organischen Zusammenhang zu verlieren, so dass sie mechanisch aus dem Thallus entfernt werden. Hierdurch entsteht aber, was leicht erklärlich ist, eine kleine Röhre, auf deren Grunde eben so viele verlängerte hyaline Zellen sich bilden und nachwachsen, um den Verlust gewissermaßen zu decken. Im oberen Theil der sich bildenden Röhre findet man fast immer freie Zellen, welche niemals zusammengedrückt sind: ein Beweis für das allmähliche Entweichen derselben. Übrigens sei, dem Entwicklungsvorgang vorauseilend, noch gesagt, dass gerade dieses Zellentweichen gleichwerthig mit dem Entweichen der Sporen ist, und dass dasselbe fortwährend bis zum Wachsthumsstillstand des ganzen Conceptaculums stattfindet.

Am Grunde jener Röhre und an der Basis der secundären Thaluserhebung, also gleichzeitig an Stelle der primären Cuticulazelle, bilden sich die ersten Jugendzustände der Procarpien. Sie bestehen sämmtlich aus zwei länglichen hypogynen Zellen, deren obere das Carpogonium mit langem dickem Trichogyn trägt. Das Carpogonium erscheint als scharf abgegrenzte und mit dunkelm Plasma gefüllte Zelle. Mit anderen Worten: die Entwicklung des weiblichen Conceptakels beginnt mit der Bildung von 20—30 solcher Procarpien, welche

in einer flach bogenförmigen Vertiefung stehen, so dass die äußeren ein klein wenig höher als die mittleren liegen.

Befruchtete und unbefruchtete Procarpien zu unterscheiden fällt sehr leicht, weil das Plasma der ersteren immer dunkel und dicht gefüllt erscheint, dagegen die letzteren vollkommen wasserhell und ganz durchsichtig sind.

Kurz vorher war gesagt, dass anfangs nur 20—30 Procarpe im Grunde des jungen Conceptakels angetroffen werden; aber nachdem die Entwicklung fortgeschritten ist, werden immer mehr Zellen gelockert, und die Entwicklung ergreift nunmehr weitere Kreise, so dass schließlich wohl mehrere Hundert Procarpe entstehen. Der Porus freilich öffnet sich nur bis zu einem Durchmesser von 60—70 μ, um bequem Zellen durchzulassen. Dabei ist zu bemerken, dass die ältesten Procarpe im Centrum die längsten Trichogyne haben, deren dicke Köpfe mitunter weit über die secundäre Cuticula hinausragen. Nach der Peripherie zu werden sie immer kürzer, bis die 3 oder 4 letzten procarpialen Zellkreise, welche am weitesten vom Centrum entfernt sind, nur aus den zwei hypogynen Zellen bestehen, welche subdichotom zwei kleine ungleiche hyaline Zellchen tragen. Der Kürze halber seien diese als sterile Procarpien bezeichnet. Dann folgen die öfters erwähnten großen Zellen des secundären Thallus mit vielen körnigen Chromatophoren, die sämmtliche Auxiliarzellen darstellen.

Das Carpogonium der mittleren Procarpien bleibt klein, etwa von derselben Länge wie der Durchmesser; dagegen verlängern sich die Carpogonien der seitlich gelegenen Procarpien um das Doppelte ihres Durchmessers (vgl. Taf. 18 Fig. 5, 7, 9).

Sobald sämmtliche Organe ihre Ausbildung erreicht haben, ist die Conceptacularbasis eben, so dass die hypogynen Zellen in einer geraden Linie stehen.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass die Zellen der Conceptacularbasis zwar sämmtliche procarpiale Eigenschaften besitzen, sich aber auf viererlei Weise weiter entwickeln.

1) Die centralen fertilen Procarpe. Betrachten wir zunächst die Weiterentwicklung der centralen Procarpien, so finden wir, dass unmittelbar nach eingetretener Befruchtung das Carpogonium zwar abgegrenzt wird, aber unverändert bleibt; die Trichogyne werden runzlich, bleiben aber überall kenntlich und tragen meist an ihrer Spitze eine dicke kolbige oder rundliche Verbreiterung, wie sie auf Taf. 18 Fig. 5 dargestellt ist.

2) Die centralen sterilen Procarpe. Zwischen den fertilen stehen ferner häufig größere keulige hyaline Zellen, die nur aus den beiden Hypogynen und eben dieser großen wasserhellen keuligen oder birnförmigen Zelle bestehen, wie es Taf. 18 Fig. 6 darstellt. Allem Anschein nach ist hier weder Ausbildung eines Trichogyns noch Befruchtung eingetreten; sie bleiben steril und werden wie die centralen Procarpien in diesem Zustande ohne merkliche Veränderung erhalten. Irgend welche Activität scheint ihnen nicht innezuwohnen.

3) Die peripherischen fertilen Procarpe. Es ist selbstverständlich, dass nicht in jedem Conceptakel die Trennung der verschiedenen procarpialen Zustände so scharf hervortritt, wie es nach diesem Bericht den Anschein haben könnte; immerhin aber lässt sich jedes isolirte Procarp einer der erwähnten vier Gruppen zuweisen. Das Eine ist aber so recht bemerkbar: niemals kommen Procarpe der Gruppe 3 oder 4 unter denen von 1 oder 2 vor, und umgekehrt.

Verfolgen wir nun die Entwicklung weiter, so erkennen wir bei den mehr nach außen gelegenen Procarpien in ihren Theilen eine umgekehrte Entwicklung als bei den centralen. Denn während die Trichogyne der centralen Procarpe sehr lang sind (fast das Dreißigfache des Durchmessers der hyalinen Zelle), die Carpogone aber sehr kurz, erlangen bei der 3. Gruppe die Trichogyne kaum die vier- oder fünffache Länge des Durchmessers, die Carpogone dagegen werden 2—3 mal länger. Hier tritt auch eine schnelle und scharfe Abschnürung zwischen Empfängnisorgan und Eizelle ein, denn die letztere trennt nunmehr nach dem gänzlichen Verschwinden der Trichogyne oberhalb eine kleine, leicht abfallende, keulenförmige Zelle ab; das untere, breitere Ende des Carpogoniums erleidet dann keine weitere Veränderung (Taf. 18 Fig. 7, 9).

4) Die peripherischen sterilen Procarpe. Will man sich genau an das Wort halten, so verdienen die nächsten drei Zellkreise, welche auf die vorigen folgen, allerdings die Bezeichnung Procarp nicht, weil weder Trichogyn noch Carpogonium sich entwickelt; aber Lage und Stellung zwischen sexuellen Organen allererster Ordnung mögen diesen Namen rechtfertigen.

Die peripherischen sterilen Procarpe befinden sich zunächst, wie bereits angedeutet, auf einer Ebene mit dem Carpogonium, also auf der oberen hypogynen Zelle, und bestehen aus zwei kleinen subdichotomen hyalinen Zellen von verschiedener Größe, die unwill-

kürlich den Eindruck verkümmerter Procarpien hervorrufen (Taf. 18 Fig. 8, 9).

Alle diese Erscheinungen führen uns aber dem Hauptgegenstand meiner Abhandlung zu: der Auxiliarzelle.

Die Auxiliarzelle.

Bevor wir jedoch in diesen Betrachtungen weiter fortschreiten, müssen wir andere Entwicklungsvorgänge aufsuchen, weil mit den soeben gegebenen Mittheilungen auch dieses Conceptakel seinen Stillstand erreicht hatte. Der Schnitt zeigt, wenn er günstig geführt wurde, uns aber auch Conceptakel in anderen Entwicklungsphasen, und so erblicken wir nicht allzuweit von der eben betrachteten eine junge Anlage, in welcher unmittelbar neben den drei letzten Kreisen jener steril bleibenden procarpialen Zellen plötzlich und unvermittelt wohl mehrere Hundert große Zellen auftreten, die ich anfangs für gewöhnliche Thalluszellen hielt. Im Laufe der Beobachtungen stellte es sich aber heraus, dass dies Alles gleichwerthige Auxiliarzellen waren (vgl. Taf. 18 Fig. 9, 11).

Lässt man nunmehr seine Augen über die ganze große Conceptacularbasis schweifen (Fig. 9), so erkennt man in einem gut geführten Längsschnitt ein großes unsicher begrenztes Dreieck, dessen Basis mit einer rundlichen durchgehenden Zellreihe beginnt, worauf zwei Reihen länglicher hypogyner Zellen folgen.

Im mittleren Theil stehen dann auf der oberen hypogynen Zelle die centralen fertilen Procarpe, dazwischen einige centrale sterile, darauf folgen die peripherischen fertilen und schließlich die peripherischen sterilen procarpialen Anlagen. An diese schließen sich dann plötzlich und unvermittelt 10—12 mal größere wasserhelle Zellen an, die sich fast bis an den Porus hin erstrecken. Diese hyalinen rundlichen Zellen haben aber ihren Ursprung nicht, wie die Procarpien, auf der oberen, sondern auf der unteren hyalinen Zelle (vgl. auch hier Fig. 9 u. 10). Wir werden später sehen, dass diese um eine Zelle tiefere Lage ihren triftigen Grund hat.

Welche nun von dieser ungeheuer großen Zahl Auxiliarzellen werden befruchtet, und wie geschieht dies? Das ist die Frage.

Es ist selbstverständlich, dass man in einer mit Säure behandelten Pflanze Lebensvorgänge nicht mehr direct beobachten kann. Desshalb ist es nöthig, nach einer Reihe von Momenten zu suchen,

die, mit einander verglichen, dazu geeignet sind, den etwaigen Vorgang als Ganzes zu veranschaulichen.

Um obige Frage beantworten zu können, ist es nothwendig, einen Rückblick auf die Entwicklung der peripherischen fertilen Procarpe zu werfen. Hier erkannten wir, dass diese Carpogonien nach der Befruchtung und der Abtrennung der Trichogyne einer auffälligen Theilung unterliegen. Zunächst wird der Bauchtheil von einer Querwand durchsetzt, dann schnürt sich der obere keulenförmige Theil fast vollkommen ab, so dass er bei der geringsten Berührung sich löst und als kleine Keule frei im Fruchtschleim schwimmt; ja diese Zelle geht nochmals Theilungen ein durch Abtrennung kleiner, eiförmiger Zellchen von kaum 5 μ Durchmesser (Fig. 7).

Die letzteren zeigen aber schon äußerlich wahrnehmbare Veränderungen. Denn während bisher das Plasma des Carpogoniums ohne jede wahrnehmbare Structur auftrat, erkennt man in den kleinen abgetrennten Zellchen eine feinkörnige innere Masse, ein Merkmal, welches das sichere Wiedererkennen an anderer Stelle sehr erleichtert.

Diese andere Stelle ist aber die Auxiliarzelle, und dies zu zeigen, ist der Cardinalpunkt, worauf es mir bei meiner Arbeit am meisten ankommt.

Doch nun zurück zum ersten Erkennen der Auxiliarzellen! Hierbei erinnere ich zunächst an die drei sterilen äußersten Procarpreihen, an die daran anstoßenden großen Auxiliarzellen und zuletzt an das Entweichen der gelockerten Zellen, wie dies auf Taf. 18 Fig. 9 gezeigt ist.

Standen bisher sämmtliche procarpiale Anlagen noch horizontal in einer Ebene, so werden durch den Druck der keulenförmig sich verdickenden Carpogone jetzt die nächst den Auxiliarzellen gelagerten schräg gestellt, auf die drei sterilen peripherischen Procarpien geschoben, und diese dadurch breitgedrückt. Nunmehr stehen die keulenförmigen Ooblastemzellchen nicht mehr senkrecht, sondern liegen wagerecht und in unmittelbarer Nähe der Auxiliarzellen (Fig. 9, 11, 12).

Gleichzeitig lockern sich aber die letzteren in ihrem unteren organischen Verbande, so dass sie fast in unmittelbare organische Verbindung mit der unter ihr liegenden Ooblastemzelle gelangen[1].

[1] Bei dieser Gelegenheit möchte ich die Aufmerksamkeit auf das von Solms pag. 50 Taf. 3 Fig. 2 über *Amphiroa* Gesagte lenken, bei der der Be-

Vergleicht man hieraufhin die Figuren 11 u. 13, so erkennt man wohl leicht die zur Seite gedrückten Carpogonzellen, die darüber befindlichen befruchteten und sterilen Auxiliarzellen, das kleinkörnige Plasma derselben etc.

Eine weitere directe Beobachtung des Eintretens der größeren keuligen Ooblastemzelle in die Auxiliarzelle ist mir, wie bereits hervorgehoben, nicht möglich gewesen; indessen fand ich mehrfach die kleine eiförmige Ooblastemzelle mit dem körnigen Plasma in der Auxiliarzelle.

Der Inhalt der letzteren besteht vor dem Eintritt der Ooblastemzelle entweder aus ganz feinkörnigen, sehr kleinen Körpern, die etwa nur $^1/_6$ der Größe der Ooblastemzellchen besitzen, oder sie ist ganz leer. Es ist daher an dem veränderten Zellinhalt der Auxiliarzelle mit Leichtigkeit festzustellen, ob eine Ooblastemzelle sich darin befindet, oder nicht. Mit außerordentlicher Schnelligkeit muss nunmehr das Plasma sich vergrößern, denn ich beobachtete mehrfach Auxiliarzellen, die nach unten zu eine kleine Öffnung zeigten, wo ja wohl mit ziemlicher Sicherheit die Eintrittsstelle der Ooblastemzelle zu suchen war, deren Inneres aber schon nach oben sich verbreitert und dunkelkörniges Plasma gebildet hatte.

Ob die keulenförmige Ooblastemzelle im Ganzen Eintritt in die Auxiliarzelle erlangen kann, oder ob ausschließlich jene kleinen eiförmigen Körper zur Vollendung der Befruchtung beitragen, vermag ich mit Sicherheit nicht anzugeben; jedoch habe ich niemals eine solche keulenförmige Ooblastemzelle in der Auxiliarzelle bemerkt, sondern immer nur die kleinen eiförmigen Körper. Es ist daher mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass nur diese in die Auxiliarzelle eintreten.

Trotzdem die Darstellung dieses Geschlechtsactes auf den Resultaten zahlreicher Einzelbeobachtungen an den verschiedensten Schnitten beruht, könnte man wohl auf den berechtigten Gedanken kommen, dass diese secundäre Befruchtung nicht in dieser Weise vor sich geht, oder dass wohl gar das Carpogonium direct Sporen bildet, ohne jene großen als Auxiliarzellen bezeichneten Organe als Zwischenglied zu benutzen.

fruchtungsvorgang ähnlich wie bei *Sphaeranthera* zu sein scheint. Ich hatte leider noch keine Gelegenheit, diesen Vorgang näher zu untersuchen. Sollten sich aber meine bisherigen oberflächlichen Wahrnehmungen nur irgendwie bestätigen, so behalte ich mir vor, auf Grund derselben ein neues Genus aufzustellen, da die Befruchtung ganz analog der von *Sphaeranthera* zu sein scheint.

Um die Unhaltbarkeit dieser Ansicht zu beweisen, ist es wichtig, die Auxiliarzelle von ihrem Ursprung an bis zur Spore zu verfolgen. Bei Erläuterung der Conceptakelbildung war gesagt worden, dass die Auxiliarzellen sich ausschließlich in der großzelligen tieferen Thallusschicht bilden. Man musste also eine Stelle ausfindig machen, wo diese Zellen noch möglichst im Zellverband erhalten und im befruchteten und unbefruchteten Zustande neben einander zu sehen waren. Das war aber nur möglich durch einen Schnitt, der durch die Grenze zwischen Auxiliarzellen und sterilen peripherischen Procarpien ging. Nach vielen Mühen erhielt ich einen solchen, und ich erkannte mit voller Deutlichkeit, dass durch die drei Reihen steriler Procarpien, die bei der Verdickung der fertilen Procarpien zusammengedrückt werden, so viel Platz für die Ooblastemzellen geschaffen wird, dass der Eintritt in die Auxiliarzelle erfolgen kann, trotzdem dieselben noch an drei Seiten im eigenen Zellverband stehen, und von ihnen nur die untere Schließplatte beseitigt ist. Es fanden sich hier noch fest gefügt neben vollkommen wasserhellen, leeren, bereits solche, deren Plasma dunkel und körnig wie das der abgelösten Sporen erschien. Würde das Carpogonium direct die Spore entwickeln, so müsste man doch eine Zwischenstufe zwischen keulenförmiger Ooblastemzelle und Spore vorgefunden haben, und wenn dem so wäre, so könnte sich eine halbreife Spore niemals zwischen leeren Auxiliarzellen, die noch im Zellverbande verharren, vorfinden (vgl. Taf. 18 Fig. 13).

Es kommt nun aber noch darauf an, zu erkennen, ob unsere Alge einen Gonimoblast erzeugt oder nicht. Wie Oltmanns hervorgehoben hat, entsteht ein Gonimoblast durch Vereinigung der Ooblastemzelle mit einer wenn auch besonderen, so doch zunächst sterilen Thalluszelle; dass dieser Vorgang hier in ausgiebigster Weise stattfindet, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Sämmtliche befruchtete Auxiliarzellen werden daher zu Gonimoblasten. Da aber aus jeder solchen Auxiliarzelle nur eine sofort freie Spore sich entwickelt, so erzeugt bei *Sphaeranthera* jeder Gonimoblast seine eigene Spore, wie bei *Eleutherospora*[2].

Gleichzeitig ist hiermit die Erklärung für die peripherische Lage der Sporen im Conceptakel geliefert. Denn erzeugte das Carpogonium direct den Gonimoblast, so könnte man nicht ohne Grund fragen,

---

[1] Oltmanns, Zur Entwicklung der Florideen. in: Bot. Zeit. 1898 pag. 122.
[2] Heydrich, F., Die Lithothamnien von Helgoland pag. 72.

warum nicht auch die centralen Procarpien direct Gonimoblasten hervorbringen.

Nachdem der ganze Entwicklungsgang besprochen ist, bleibt nur noch das Entweichen und Keimen der Sporen zu beleuchten übrig. Unmittelbar nachdem sich das körnige Plasma in der Auxiliarzelle gebildet hat, verdickt es sich so außerordentlich schnell, dass es bereits an der Peripherie wie aus einzelnen Zellen gebildet erscheint, indessen immer noch von einer dicken Membran begrenzt ist. Nach und nach wird diese dünner, oder sie muss sich durch das vermehrte Wachsthum des Innern nach allen Richtungen ausdehnen und löst sich schließlich ganz auf.

Dies ist der Augenblick, wo sich die nunmehr zur Spore erhobene Auxiliarzelle aus dem fast paremphytischen Zellverbande loslöst und frei vom Fruchtschleim getragen wird. Während dieser Zeit wachsen einzelne Ausbuchtungen aus der Masse des dichten Plasmas hervor und vollbringen so den ersten Keimprocess, ähnlich wie bei der Spore von *Eleutherospora*[1].

Erst nachdem dies geschehen, wird die keimende Spore durch den Porus in das Meerwasser befördert, wo sie sich sofort festsetzt und ein neues Leben beginnt.

Zuletzt sei noch kurz die gewölbte Conceptakelbasis mit ihren Procarpien erwähnt. Es wurde darauf hingewiesen, dass dieselbe anfangs etwas vertieft sei, was durch die verschiedene Entwicklung der Procarpien hervorgerufen wurde. Später zeigte es sich, dass dieselben in einer Ebene standen, und zuletzt auf einer Erhöhung. Die letzteren Phasen werden aber lediglich durch das seitliche Eindrücken der letzten drei sterilen Procarpienkreise und die von Natur aus tiefer liegenden Auxiliarzellen hervorgebracht, die nach ihrem Austritt eine rinnenförmige Vertiefung um die Procarpien zurücklassen. Hierdurch konnte der Glaube an das Emporwachsen der Conceptacularbasis erweckt werden. Ein Conceptakel entwickelt etwa 30 Sporen.

Die Tetrasporangien[2]. Taf. 18 Fig. 16—28.

Die habituellen Eigenthümlichkeiten der Exemplare mit Tetrasporangien sind gegenüber der weiblichen Pflanze sehr gering. Hier

[1] Heydrich, F., Die Lithothamnien von Helgoland, Taf. 2 Fig. 13.

[2] Ders., Die Befruchtung der Tetrasporangien von *Polysiphonia* Grev., *Choreonema* Schmitz, *Chaetolithon* Fos., *Epilithon* Heydr., *Lithothamnion* (Phil.)

wie dort nehmen die Früchte mehr die größeren, flachen Theile des Thallus ein, und nur selten trifft man Sori auf den kleinen sich nicht häufig vorfindenden Erhebungen. In diesem Falle nehmen sie, wie bei den männlichen Pflanzen, allerdings die Spitze ein. Äußerlich sind es oben abgeflachte, 0,5—1 mm große Wärzchen, die wenig über die Oberfläche hervorragen. Im Längsbruch erscheint die Reihe der 18—20 Pori über der Cuticula. Die Ebene, in welcher die Cuticula liegt, würde also mitten durch die Porushöhle gehen, deren Gewebe niemals gänzlich zerstört wird. Die Tetrasporangien sind sehr groß, tonnenförmig, 120 μ breit und 200 μ lang. Dies sind im Allgemeinen die habituellen Eigenthümlichkeiten.

Was mich aber zu einer näheren Untersuchung der Tetrasporangien veranlasste, war der Umstand, dass bei der verhältnismäßigen Größe dieser Früchte die Möglichkeit geboten ist, ihre Entwicklung in ihren einzelnen Stadien genau zu beobachten.

Wie bereits bei der Schilderung des weiblichen Fruchtbehälters hervorgehoben wurde, bildet die Pflanze vor Anlage der jungen Frucht ein Stück secundären Thallus auf der primären Rindenschicht. Untersucht man daher einen jüngeren, kräftig in der Entwicklung stehenden Thallus, so wird man anfangs, gerade so wie bei der weiblichen Anlage, zu unterst eine große Menge wasserheller Zellen erkennen, auf welche wenige Reihen kleiner Zellen mit zwei länglichen Chromatophoren folgen, die ihrerseits 6—8 rundliche Oberflächenzellen mit großem, rundlichem Chromatophor tragen (Taf. 18 Fig. 15).

Jene unteren, großen hyalinen Zellen nehmen hier einen weitaus größeren Theil des Thalluszuwachses ein, als es bei der weiblichen Pflanze der Fall ist. Die zweite Reihe mit den länglichen Chromatophoren ist dagegen bedeutend geringer ausgedehnt, die Rindenschicht vielleicht gleich.

Die Einschlüsse der großen Zellen sind sehr gering; sie beschränken sich meist auf wenige, d. h. 1—3 Chromatophoren.

Sobald die Pflanze beabsichtigt, ein Tetrasporangium anzulegen, so verlängern sich 6—8 Zellen der zweiten Schicht um das Doppelte ihrer sonstigen Länge unter gleichzeitigem Verlust der unteren Zellmembran (Fig. 15, 16); dabei wächst der längliche Chromatophor

---

Heydr., *Eleutherospora* Heydr., *Paraspora* Heydr., *Sporolithon* Heydr., *Melobesia* (Lamx.) Heydr., *Mastophora* (Dec.) Harv., *Lithophyllum* (Phil.) Heydr., *Stichospora* Heydr., *Hyperantherella* Heydr., *Perispermum* Heydr., *Amphiroa* Lam., *Cheilosporum* Dec., und *Corallina* (Tour.) Lam., im Manuscript bereits beendet.

nicht etwa mit in die Verlängerung hinein, sondern er schlüpft mit dem gesammten Protoplasma durch die untere zerstörte Membran heraus, so dass man mehrere dieser länglichen Zelleinschlüsse frei zwischen der zweiten und dritten Zellschicht, also unmittelbar über den ersten großen hyalinen Zellen, beobachten kann. Nach kurzer Zeit enthalten einige von ihnen eine dick-kommaförmige Gestalt (Fig. 16). In Rücksicht auf das Austreten des gesammten Protoplasmas möchte ich vorschlagen, diese Zelle als Protospore zu bezeichnen. Übrigens ist die Protosporengrenze nicht so genau festzustellen, da auch ab und zu in tieferen Schichten Protosporen austreten.

Gleichzeitig aber gehen in den großen hyalinen Zellen kaum merkliche, aber trotzdem tief einschneidende Veränderungen vor. Denn nachdem sämmtliche dieser Zellen, die ich aus später zu erörternden Gründen als Sporangien-Kernzellen benennen möchte, sich ausgebildet haben, sind einige mittlere meist viereckig von Gestalt und besitzen einen Durchmesser von etwa 40—50 μ (Fig. 17, 18).

Ihr Inhalt, der anfänglich 10—20 rundliche Chromatophoren aufwies, ist bis auf ein oder zwei ovale Körnchen zusammengeschmolzen. Sobald nun die Pflanze in den Beginn der Fruchtentwicklung eintritt, nimmt eins jener ovalen Körnchen eine längliche Gestalt an, die noch auf beiden Seiten etwas wie zugespitzt erscheint, und begiebt sich in eine der vier Ecken, wo es sich immer mehr hineindrückt, um nach und nach vollständig aus der Zelle heraus in die Intercellularsubstanz zwischen die Membranen zu gelangen (Fig. 17—22). Dieser Vorgang tritt nicht etwa vereinzelt auf, vielmehr erkennt man in einem günstig geführten Schnitt fast überall zwischen den hyalinen Zellen, also vollkommen außerhalb der Zellmembran, diese ausgetretenen Körnchen, wie es Fig. 17—19 zu veranschaulichen sucht. Häufig wachsen die zwei Spitzen jenes Körnchens bereits innerhalb der Zelle zu längeren Fäden aus (Fig. 18), im Allgemeinen geschieht dies aber erst nach dem vollständigen Austritt. Die Gestalt dieses freien kleinen Körpers bekommt dann eine ungemeine Ähnlichkeit mit den Gameten der Cutleriaceen[1]; indessen werden die weiteren Ausführungen darzulegen versuchen, dass ein Gamet hier durchaus nicht vorliegt. Vielmehr möchte ich, da diese Zelle der eigentliche Ausgangspunkt des neuen Tetrasporangiums wird, derselben wie bereits bemerkt, die Bezeichnung Tetra-

[1] Kjellman, Cutleriaceae. in: Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig 1897 pag. 264 Fig. 178 *E*.

sporangiumkern beilegen. Für jenes ausgetretene kommaförmige Protoplasma der zweiten Schicht hatte ich oben bereits die Benennung protoplasmatische Spore oder kurzweg Protospore vorgeschlagen.

Bei der Betrachtung des Sporangiumkerns drängt sich uns die Folgerung auf: sollte dieser Kern wirklich den Ausgangspunkt des neuen Sporangiums bilden, so müsste dieser Anfang sowie die Zellen selbst an verschiedenen Stellen zwischen den Wänden der hyalinen Zellen öfters zu finden sein.

Und in der That zeigten sich überall zwischen den Zellen solche Sporangienkerne in den verschiedensten Momenten ihrer Entwicklung zerstreut, so dass sich die Möglichkeit bot, eine ununterbrochene Entwicklungsreihe vom Beginn des Kerns bis zum bereits vierfach getheilten Sporangium zu verfolgen (vgl. Fig. 17—22).

Das Wachsthum des Sporangiumkerns ist aber einigermaßen durch seinen Austritt aus der großen Zelle bedingt, da die Beweglichkeit zwischen den Zellwänden, wie sich leicht denken lässt, nur sehr gering sein kann. Immer aber tritt zunächst eine Verdickung erst dann ein, nachdem sich eine kommaförmige Protospore zum Kern gesellt hat.

Die Entwicklungsphasen sind ungefähr folgende. Zuerst sucht der sporangiale Kern nach seinem Austritt sich irgendwo an einer Zellwand festzusetzen. Gelingt ihm dies nicht, so bleibt er einfach zwischen zwei aufrechten Zellreihen unter anfänglicher Verdickung seines Centralkörpers und unter außerordentlicher Verlängerung seiner beiden Seitenfäden stehen. Diese Fäden spielen übrigens eine größere Rolle, als man von vorn herein anzunehmen geneigt ist, da sie allem Anschein nach die Verbindung zwischen dem Sporangienkern und der Protospore herstellen; denn ist ein Kern in den unteren Partien der großen Zellen sitzen geblieben, so schieben sich jene Fäden an den Zellwänden vorbei bis in die Gegend der Protospore, wie Fig. 21 und 22 darstellen. Lag aber der Kern nach seinem Austritt bereits nach oben gerichtet, so verbreitert er sich kuppenförmig und wächst bis zur Protosporengegend, mit seinen Fäden sich an einer unter ihm liegenden großen hyalinen Zelle festsetzend, wie dies Fig. 20 zeigt. Hierbei wird die kuppenförmige Spitze tellerförmig vertieft, vielleicht um die Protosporen besser aufnehmen zu können. Sobald aber der Kern dicht unter der Protosporenschicht austrat, dann verdickt er sich, ohne seine Fäden zu gebrauchen (Fig. 23). Immer aber wird man, sobald der Sporangium-

kern festsitzt, sofort 2 oder 3 kleine kommaförmige Protosporen an ihm selbst finden (Fig. 21—23).

Befand sich der Kern unmittelbar unter der Protosporenschicht, wie in Fig. 23, so sieht man rechts und links je eine Protospore anliegen. Vgl. auch hier die Aufeinanderfolge der Figuren.

Diejenige Frage aber, deren Beantwortung hier am meisten interessiren dürfte, ist die, ob eine Copulation oder eine Fusion vorliegt. Es ist eine bemerkenswerthe Thatsache, dass man ziemlich lange 1—3 dick-kommaförmige Zellchen, also die Protosporen, am verdickten Sporangienkern wahrnehmen kann; ein völliges Ineinanderaufgehen beider Organe, wie etwa bei den Schwärmern der Ectocarpaceen, habe ich hier nicht beobachtet. Desshalb glaube ich, dass nur eine kleine Berührungsstelle genügt, um die beiden Körper ihrer fruchtbringenden Thätigkeit entgegenzuführen. Indessen habe ich diesen Gegenstand nicht mit völliger Sicherheit feststellen können, wesshalb ich mir ein endgültiges Urtheil noch vorbehalte.

Das Gesammtergebnis dieser Beobachtung gipfelt nun darin, dass zwei in verschiedenen Zellen entstandene Einschlüsse durch ihr Zusammentreten dem Tetrasporangium das Leben geben. Nach Berührung beider freien Zellen wächst der den Cilien gegenüberliegende Theil des Tetrasporenkerns, also der Scheitel, zwischen den großen Zellen als schmaler, Färbemittel leicht aufnehmender Faden hindurch, sich sofort in vier Abtheilungen trennend, die man leicht als den eigentlichen Beginn des jungen Tetrasporangiums zu erkennen vermag (Fig. 22).

Unmittelbar nachdem der auswachsende Tetrasporenkern, sei es nun mit seinen Fäden, oder mit seiner Kuppe in die Gegend der Protospore gelangt ist, wachsen in dem anfangs entstandenen Raum der früheren Protosporenzellen kleine Hüllfäden und schützen so das junge Tetrasporangium vor äußeren Einflüssen, indem sie gleichzeitig den kleinen Porus bilden (vgl. hierzu Fig. 14, 15 und 23).

Nunmehr reift das Tetrasporangium schnell seiner Vollendung entgegen, wobei es natürlich wiederum einzelne kleine Abweichungen je nach der Lage zeigt. Im Allgemeinen schiebt sich der wachsende Sporangienkern immer als schmale Zunge zwischen den Thalluszellen hindurch, wie bereits besprochen, indem er gleichzeitig die Viertheilung des zukünftigen Tetrasporangiums annimmt, so dass bald darauf das in Fig. 26 gezeichnete Bild entsteht. Ist aber die Theilung einmal eingetreten, so vermehrt sich das Plasma so schnell,

dass das Ganze tonnenförmig anschwillt, und man die Scheidewände der vier Tetrasporen schwer erkennen kann.

Die oberste Tetraspore reift zuerst heran, die unterste zuletzt; an dieser erkennt man leicht die vollkommen freiliegende Gestalt der ganzen Anlage zwischen den großen hyalinen Zellen (Fig. 26 und 27). Auffällig bleibt der enge Porus gegenüber den fast fünffach dickeren Sporen.

Die Tinction, die nur sehr beschränkt ausgeführt werden konnte, ergab, dass Alaun-Hämatoxylin den Zellkörper des Sporangiumkerns deutlich färbte, dagegen die hellen Wimpern nicht. Auf dieselbe Weise reagirte die Protospore. Die Einschlüsse der nebenan liegenden großen Zellen wurden nicht in Mitleidenschaft gezogen.

Verfolgt man den Sorus seitlich, da, wo die großen hyalinen Zellen mit den kleinen vegetativen wieder zusammentreffen, so findet man darin vielfach 2 oder 3 längliche Einschlüsse, die wie kleine unreife Tetrasporangien aussehen. Es erscheint dies auch durchaus nicht befremdlich, da der Weg zwischen Protospore und Sporangienkern hier immer kürzer wird, eine Berührung also um so leichter stattfinden kann. Da aber die Sorusdecke hier bereits viel zu dick ist, so kann die Entwicklung des Sporangienkerns nicht normal mehr vor sich gehen.

Die sterile Tetrasporangienzelle.

Bei all diesen Vorgängen wird die Entwicklung des Tetrasporangiums zwischen den hyalinen Zellen besonders auffallen, da man bisher überall das Tetrasporangium in einer geschlossenen Zelle beobachtet hat, wie z. B. Rosanoff[1] von *Melobesia membranacea* und Kjellman[2] von *Lithothamnium soriferum* etc. angeben.

Es mag hier schon im Voraus erklärt werden, dass *Sphaeranthera decussata* durchaus nicht einer solchen Zelle entbehrt, aber diese bleibt steril. Es ist dies ein ganz merkwürdiger Vorgang, und seine Ursache ist mir nicht vollkommen klar geworden.

Betrachten wir hieraufhin den Längsschnitt durch einen möglichst jungen Sorus, so werden wir leicht 3 oder 4 lange schmale

[1] Rosanoff, Recherches sur les Mélobésiées. Cherbourg pag. 66 Taf. 2 Fig. 13—16; Taf. 3 Fig. 1.

[2] Kjellman, The Algae of the Arctic Sea. in: Svenska Vet. Akad. Handl. 20. Bd. N. 5 1883 Taf. 1 Fig. 19; Taf. 3 Fig. 12—14; Taf. 4 Fig. 10; Taf. 5 Fig. 19; Taf. 6 Fig. 7.

Zellen zwischen den andern großen hyalinen finden, deren Ursprung unmittelbar auf einer früheren kleinen Zelle des primären Thallus zu finden ist. Diese Zelle, die mitunter 3—5mal länger sein kann als ihr Durchmesser, zieht sich ungefähr bis in die Mitte der großen hyalinen viereckigen Zellen, so dass sie leicht an ihrer Gestalt erkennbar ist (Fig. 24 u. 25).

Was aber dieser sterilen Tetrasporangiumzelle — denn eine solche ist es — besonderes Interesse verleiht, ist eine Öffnung an ihrem oberen Ende und 2 oder 3 darüber gebogene kleine Schutzfäden, die sich gerade so wie die der fertilen verhalten. Da diese Zelle meist ganz hell ist, so lässt sich ihr Inhalt leicht bestimmen. Derselbe kann dreierlei Natur sein. Im 1. Stadium enthält die Zelle nur einen flachrundlichen Kern, dessen Maße ungemein feine Granulationen aufweist. Ob wir es hier mit einem Zellkern zu thun haben, vermochte ich nicht sicher festzustellen; ich glaube es aber. Recht häufig befand sich aber ein bewimperter Sporangiumkern über dieser Zelle, wie es Fig. 24 darstellt.

Die 2. Phase dieser Zelle bestand in dem Eindringen des Sporangiumkerns, der dann, wie Fig. 25 zeigt, sich an eine Wand anlegt, während gegenüber der Kern (?) der Zelle selbst zu liegen kommt, der bereits an seiner Wandseite kleine protoplasmatische Körnchen in einer geraden Richtung gebildet hat.

Im 3. beobachteten Stadium ist sowohl der Sporangienkern, als auch der 2. Kern verschwunden, dagegen erfüllt ein feinkörniges, sehr vereinzeltes Plasma die ganze Zelle. Dann aber ist die Öffnung stets geschlossen.

Trotz eifrigen Suchens gelang es mir nirgends, ein weiter fortgeschrittenes Entwicklungsstadium aufzufinden. Diese Sterilität ist nur dann erklärbar, wenn man annimmt, dass der flache Kern ein Zellkern ist, dem nicht die Fähigkeit innewohnt, mit dem Sporangiumkern in Fusion zu treten.

Es erscheint wohl fraglos, dass dieser Vorgang, sobald außer dem Sporangienkern noch die Protospore in die Tetrasporangienzelle gelangt, zur Fruchtreife führt, und sicherlich wird man dies als Regel bei anderen Species finden. Ob man vielleicht auch hier von dem Parasitiren eines Pilzes, wie Oltmanns[1] die Fusion zwischen sporogener Energide und Auxiliarzelle aufgefasst sehen möchte,

[1] Oltmanns, Zur Entwicklung der Florideen. in: Bot. Zeit. 1898 pag. 133.

sprechen kann, lasse ich unentschieden. Eine gewisse Ähnlichkeit scheint in der That zu bestehen.

Vergleichen wir nun das oben Gesagte mit dem, was über denselben Gegenstand von anderen Autoren veröffentlicht ist. Graf zu Solms[1] schildert die Entstehung der Tetrasporangien von *Corallina* wie folgt: »In all diesen Reihen sind die untersten 2—3 Zellen kurz und isodiametrisch, sie stehen seitlich mit einander in festem Gewebsverband, einen geschlossenen Entwicklungsboden darstellend. In wie weit die unter diesen gelegenen Elemente späterhin unter Entfernung des Kalkes vielleicht zu einer Verstärkung beitragen, bleibt dahingestellt.« Und ferner: »Die Elemente dieses Fadenbüschels sind zweierlei verschiedener Art. Wir haben da einmal einfache, langgestreckte Zellen mit oberwärts sich verschmälerndem Plasmaschlauch (die Membran ist ihrer weichen, gequollenen Beschaffenheit halber der Regel nach nicht deutlich erkennbar) und scharf umschriebenem, kugeligem, inmitten liegendem Nucleus. Die Vergleichung späterer, leicht zu gewinnender Stadien lehrt, dass aus ihnen direct durch Quertheilungen die Tetrasporen hervorgehen. Zwischen ihnen stehen dann viel längere, bis nahe unter die Mündung des Conceptaculums reichende, aus drei bis fünf ähnlichen, aber inhaltsärmeren langcylindrischen Zellen gebildete Fäden, die als Paraphysen bezeichnet werden können. Ihre einzelnen Glieder sind nur locker verbunden, neigen zum Auseinanderfallen, lösen sich meist schon bei leichter Berührung und werden an gänzlicher Zerstörung nur durch den umgebenden zähen Schleim gehindert. Sie gehen bald zu Grunde, ihre Inhaltsschläuche findet man dann noch hier und da in der Schleimmasse als lange, dünne, gekörnelte Fäden vor.«

So weit der genannte Autor. Ziehen wir nun an der Hand dieser Ausführungen eine Parallele zu *Sphaeranthera*, so finden wir mehrere scharf begrenzte Punkte heraus.

Der erste betrifft die von Solms erwähnten »zwei bis drei Zellen kurz und isodiametrisch«. Vergleichen wir hiermit *Sphaeranthera*, so müssen wir uns zunächst vergegenwärtigen, dass das zukünftige Tetrasporangium hier einzeln liegt, bei *Corallina* aber mehrere beisammen. Soll also die Parallele irgend welchen Werth haben, so dürfen wir nur eine Reihe hiervon mit unserer Alge vergleichen. Und da finden wir, wie unsere Fig. 22 darstellt, anfangs

[1] Graf Solms. a. a. O. pag. 34.

(es ist zwar bei der unserigen schon das 2. Stadium) gleichfalls zwei bis drei Zellen«, auf welche die Schilderung von Solms passt. Und in der That zeigt auch die Solms'sche Fig. 7, dass einige der langen, dunkeln centralen Zellen nicht aus einer Zelle, sondern aus 2 oder 3 bestehen.

Ferner hatte ich darauf hingewiesen, dass eine Frucht nur durch das Zusammenwirken zweier, aus verschiedenen Zellen herrührender Elemente zu Stande kommt. Auch Solms vermuthet etwas ganz Ähnliches, wenn er die Frage aufwirft, ob »die unter diesen gelegenen Elemente vielleicht zu einer Verstärkung beitragen«.

Ja, er geht in einem dritten Punkte noch weiter, indem er sagt: »die Elemente dieses Fadenbüschels sind zweierlei Art«. Hierdurch bekundet er doch ebenfalls, dass mindestens zwei verschiedene Zellen zur endgültigen Entwicklung eines Tetrasporangiums gehören.

Und zuletzt findet Solms sogar, dass die »Inhaltsschläuche der inhaltsärmeren cylindrischen Zellen« als lange, dünne, gekörnte Fäden hier und da in der Schleimmasse zu finden sind, ähnlich wie bei *Sphaerantlera* die zerstörten Membranen der Protosporen als helle Fäden oberhalb hängen bleiben (vgl. Fig. 15 u. 23).

Ich wiederhole, dass dies Alles nur Anklänge sind; ob wirklich ähnliche Entwicklungsvorgänge stattfinden, wie bei *Sphaerantlera*, dies muss erst weitere Beobachtung lehren.

Auch sonst finden sich in der Litteratur Andeutungen über ähnliche Erscheinungen. So beschreibt Wright[1] die Anfänge der Tetrasporangien gleichfalls als aus zwei Zellen hervorgehend und bildet sie auch auf Taf. 11 Fig. 8 u. 9 ab. Ähnliches berichtet Rosenvinge[2] von *Polysiphonia fastigiata* (Both.) Grev., bes. Taf. 1 u. 2 Fig. 10.

Ferner theilt Harvey[3] in seiner Arbeit über *Polysiphonia fastigiata* mit, dass die Art der Entwicklung der Tetrasporangien durch die ununterbrochene Fortdauer des Protoplasmas hervorgerufen werde; in seiner Untersuchung über *Rhodochorton*[4] beschreibt er nur die Theilung des Tetrasporangium.

[1] Wright, On the Siphons and Tetraspores in *Polysiphonia*. in: Trans. R. Irish Acad. Dublin Vol. 26 1879 pag. 523.

[2] Rosenvinge, Kolderup. Études morphologiques sur les *Polysiphonia*. in: Bot. Tidsskrift 1884—85 pag. 11.

[3] Harvey, Gibson B. J., Notes on the Histology of *Polysiphonia fastigiata* Both.) Grev. in: Journ. Bot. 1891.

[4] Ders., On the development of Sporangia in *Rhodochorton Bothii* Naegl. in: Journ. Linn. Soc. London Bot. Vol. 28 pag. 201.

Einen interessanten Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrasporangien bringt CRAMER[1], aus welchem gleichfalls zu entnehmen ist, dass das Tetrasporangium vor der Reife aus zwei rundlichen Zellen besteht; nach der Reife wird aus der oberen das Tetrasporangium, aus der unteren die geschnäbelte Rindenzelle. Allerdings bemerkt er dann weiter (pag. 8): »Ihre physiologische Bedeutung« [d. h. die physiologische Bedeutung der geschnäbelten Rindenzellen »kann also nicht mit der Entstehung der Sporen in Beziehung gebracht werden.«

Endlich bemerkt BARTON[2], dass bei *Dasya elegans* durch den protoplasmatischen Schlauch ein Mittel geliefert werde, den Ursprung der Tetrasporangien zu verfolgen. Auch hier wird von einer Schwesterzelle als Stützzelle der Tetrasporenzelle gesprochen. Also auch hier wieder treten zwei Zellen zur Erscheinung, deren eigentlicher Werth freilich nicht genauer dargelegt wird. An dieser Stelle wird auch erwähnt, dass J. G. AGARDH in Florideernes Morphologi von dem paarweisen Auftreten jener Schwesterzellen redet.

In all diesen Arbeiten kehrt die Andeutung von zwei Elementarzellen wieder, welche bei der Entstehung des Tetrasporangiums hervortreten. Ob daraus auf analoge Erscheinungen, wie bei *Sphaeranthera*, zu schließen ist, entzieht sich vorläufig noch meiner Beurtheilung; vielleicht ist es mir vergönnt, später über diesen Gegenstand zu berichten.

Keimung der Tetrasporen.

Wie bereits hervorgehoben, ist das Entweichen der 165 μ breiten und 100 μ hohen Tetraspore gegenüber dem nur 28—30 μ im Durchmesser fassenden Porus nicht recht erklärlich, zumal da der letztere völlig intact bleibt. In Folge dessen bleiben auch häufig die Sporen im Sorus sitzen und keimen dann an ihrem Entstehungsort. Hierbei erhält die einzelne Tetraspore eine cubische, ziemlich scharfkantig-viereckige Form, die mit dichtem, körnigem Plasma sich anfüllt. Nach einiger Zeit ordnen sich diese Körnchen zu 3 oder 4 geradlinigen Reihen quer durch die Spore an, 8—10 uhrglasförmige Zell-

---

[1] CRAMER, Über *Caloglossa Leprieurii* (Mont.) Harv. in: Festschrift zum Jubiläum NAEGELI's. Zürich 1891.

[2] BARTON, B. W., On the Origin and Development of the Stichidia and Tetrasporangia of *Dasya elegans*. in: Stud. Biol. Lab. Hopkins Univ. Baltimore Vol. 5 1893 pag. 281.

membranen in jeder Reihe abtrennend, wohinein sich die Plasmakörnchen mit Begierde begeben, um sich an den Wänden anzuordnen. In der obersten Reihe erkennt man gleichzeitig, dass diese uhrglasförmigen Membranen sich bereits nach unten zu schließen beginnen und so die erste Zellreihe des neuen Individuums darstellen (vgl. Fig. 28).

Ähnliche Species.

Trotz aller dieser bisher erwähnten Einzelheiten ist doch die Bestimmung mit mancherlei Schwierigkeiten verknüpft, weil im Golf von Neapel mehrere Species vorkommen, die unserer Alge äußerlich und besonders auf den ersten Blick sehr gleichen. Daher macht auch Solms[1] bei Besprechung von *L. ramulosum* die bezeichnende Bemerkung: »Verschiedene Individuen haben eben so verschiedenen Habitus, man glaubt eine Anzahl Arten scheiden zu können, am Ende fließt doch Alles wieder zum geschilderten proteischen Formenkreis zusammen.«

Zunächst kommt, besonders was die männlichen Exemplare betrifft, *Paraspora fruticulosa* (Ktz.) Heydr.[2] in Betracht, indessen ist hier das von Hauck[3] gegebene Habitusbild maßgebend, und besonders der Umstand, dass bei *Paraspora* die Zweige an der Spitze verdickt sind, was bei *Sphaeranthera* nicht vorkommt.

Dann aber wird in derselben Gegend wie *Sphaeranthera* eine außerordentlich ähnliche Alge gefunden, die Solms mit dem bereits erwähnten Namen *L. ramulosum* bezeichnete. Der Hauptunterschied besteht hier darin, dass diese Alge keine coaxilläre Basalschicht besitzt, dass die Tetrasporangien nicht auf kleinen Ästchen stehen und viel kleiner sind, als bei *Sphaeranthera*. Ferner erscheint die Sorusdecke fast immer ganz weiß und steht bedeutend höher über die Cuticulazellen hervor. Die Oberfläche ist nicht so glatt, wie bei *Sphaeranthera*, auch zuweilen mehr farbig; doch ist dies kein allzusicheres Zeichen. (Der genaue Bericht folgt später.)

Die dritte hier in Betracht kommende Art derselben Gegend ist *Lithophyllum convolutum* spec. nov.[4], welche aber besonders durch

[1] Solms, a. a. O. pag. 19.

[2] Heydrich, Fr., Weiterer Ausbau des Corallineensystems. in: Ber. D. Bot. Ges. 1900 pag. 315 Anm. 6.

[3] Hauck, Die Meeresalgen, Taf. 5 Fig. 4.

[4] Vielleicht *Hyperanthella convoluta*? Bericht später.

die rauhe, wie mit rothem Mehl bestreute Oberfläche und die nicht coaxilläre Basalschicht gegenüber *Sphaeranthera* gekennzeichnet ist.

Andere Species, wie *L. lichenoides*, *Lenormandi*, *circumscriptum*, *Strömfeldi*, *coalescens*, *compactum* etc. und ihre Unterscheidungsmerkmale von unserer Alge anzuführen, scheint mir ziemlich überflüssig, da Habitus, Tetrasporangien-Sori und Standort die Trennung genügend vervollständigen.

Diagnose der Species.

Sphaeranthera decussata (Solms) Heydr.

Thallus krustenförmig, 0,3—0,8 mm dick, mittels coaxillärer Rhizoidenschicht das Substrat rings umziehend und den Unebenheiten desselben folgend; später durch wiederholtes Überwachsen alter Krusten unregelmäßige, rundliche, bis faustgroße, am Meeresgrunde freiliegende Knollen bildend. Ästchen selten, 1—2 mm dick und 5 mm hoch. Tetrasporangien in abgeflachten 0,5—1 mm großen Sori. Spermatien in kugelförmigen Antheridien; diese in 600—800 μ großen spitzkugelförmigen und oberflächlichen Conceptakeln. Cystocarpien in flachkugelförmigen 300—1200 μ im Durchmesser betragenden Conceptakeln. Jeder Gonimoblast entwickelt nur eine Spore.

Vorkommen: Auf meist organischem, freiliegendem Substrat im Golf von Neapel (Solms; Herbarium Heydrich), im Adriatischen Meer (Hauck) und an der französischen Küste bei Banyuls, Pyrenäen (Chalon, Herbarium Heydrich).

Verbreitung: Die hier beschriebene Alge wurde mit Sicherheit bisher nur im Mittelmeergebiet festgestellt.

Wiesbaden, December 1900.

Tafel-Erklärung umstehend.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 18.

Sämmtliche Figuren wurden nach entkalkten und in Wasser gebetteten Präparaten hergestellt. Die Nachprüfung geschah überall an in Glycerin mit Chromalaun schwach gefärbten Präparaten.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein männliches Conceptakel, welches noch geschlossen ist. Zeiss Oc. 4 Obj. B = 175/1.

Fig. 2. Ein einzelnes noch geschlossenes Antheridium. Zeiss Oc. 4 Obj. D = 435/1.

Fig. 3. Ein einzelnes, soeben geplatztes Antheridium mit den nach oben sich ausstreuenden Spermatien. Zeiss Oc. 4 Obj. D = 435/1.

Fig. 4. Ein einzelnes Spermakorn. Zeiss Oc. 5 Obj. 1/12 Ölimmersion = 1265/1.

Fig. 5. Ein centrales, befruchtetes, aber sich nicht mehr veränderndes Procarp. Die zwei unteren länglichen Zellen stellen die hypogynen dar, über ihnen hat sich bereits das dunkle Carpogonium abgegrenzt. Oben trägt das Trichogyn die kolbige, verdickte Empfängnis-Kuppe (vgl. hierzu Fig. 10: die Procarpe der Fig. 10 sind fast sämmtlich centrale wie in Fig. 5). Zeiss Oc. 2 Obj. D = 230/1.

Fig. 6. Centrale sterile Procarpien. Man erkennt hier zu unterst zwei gewöhnliche rundliche Thalluszellen, welche die beiden länglichen hypogynen Zellen tragen, auf deren Spitze ohne Carpogoniumbildung die keulig verdickte, helle, sterile Procarpzelle aufsitzt. Zeiss Oc. 4 Obj. D = 435/1.

Fig. 7. Zwei fertile peripherische Procarpien. Das rechte hat eine keulenförmige Ooblastemzelle abgegrenzt, das linke dagegen bereits zwei rundliche procarpische Kerne; auch theilt sich mehrere Male der Bauchtheil, ohne sich weiter zu verändern. (Zellfaden 1 und 2 in Fig. 9 stellt zwei soeben befruchtete Procarpien dar, die nach dem Abortiren der Trichogyne zur Fig. 7 heranwachsen.) Zeiss Oc. 4 Obj. D = 435/1.

Fig. 8. Steriles peripherisches Procarp. Unten zwei vegetative Zellen, darauf zwei längliche hypogyne, welche zwei subdichotom sich theilende sterile procarpiale Zellen tragen. (In Fig. 9 stellen Zellfaden 3, 4, 5 solche dar. In Fig. 10 sind dieselben bereits von den hellen Auxiliarzellen eingedrückt und beseitigt.) Zeiss Oc. 4 Obj. D = 435/1.

Fig. 9. Der peripherische Theil eines jungen weiblichen Conceptakels. Die unterste Reihe horizontal liegender rundlicher Zellen ist noch vegetativ, wie in den Figuren 6 und 8; hierauf folgt eine durchgehende Reihe länglicher Zellen, welche die unteren Hypogyne darstellen. Zellfaden 1 und 2 tragen dann noch die obere Hypogyne mit den peripherischen fertilen Procarpien, die nach Abortirung der Trichogyne die Gestalt der Fig. 7 annehmen. Zellfaden 3—5 sind sterile peripherische Procarpien, welche in Fig. 8 näher erläutert wurden. Zellfäden 6—10 tragen direct auf der unteren Hypogyne unbefruchtete

Auxiliarzellen. Über dem Faden 6 hängen frei im Fruchtschleim zwei verzweigte Zellfäden, deren untere, runde Zellen sich bereits gelockert haben und so durch den Porus hinausbefördert werden, um Platz für die Entwicklung der Auxiliarzelle zu schaffen. Die oberen, kleinen Zellen stellen die eine Seite des jungen Porus dar. Zeiss Oc. 2 Obj. D = 230/1.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein reifes weibliches Conceptakel. Die Mitte wird von centralen befruchteten Procarpien eingenommen; nach der Peripherie zu werden sie immer kürzer; die hellen, großen Zellen zu beiden Seiten stellen die noch unbefruchteten großen Auxiliarzellen dar. Im Fruchtschleim liegen vier freie, reife Sporen. Zeiss Oc. 4 Obj. B = 175/1.

Fig. 11. Dasselbe wie Fig. 10. Indessen wurde nur der linke peripherische Theil eines früheren Zustandes gezeichnet. Man erkennt zu unterst noch einige rundliche vegetative und senkrecht stehende Zellen, wie in Fig. 9, dann einige zusammengedrückte Zellmembranen, auf denen aufrechte und breitgedrückte befruchtete Procarpien stehen, die mit ihren Ooblastemzellen deutlich als dunkle Keulchen recht dicht neben einander stehen. Daneben ist eine große, vierkantige, helle Auxiliarzelle soeben befruchtet worden, denn die untere Eintrittsöffnung für das Ooblastemzellchen ist noch offen, das Plasma hat sich aber sofort zu einem dicken, dunkeln, keulenförmigen Strang ausgedehnt. Die übrigen 7 hyalinen großen Zellen stellen unbefruchtete Auxiliarzellen dar, fast sämmtlich bis auf die 5 oberen leer und ohne körniges Plasma. Die keulige, freie Ooblastemzelle an der oberen großen Auxiliarzelle ist durch den Schnitt dorthin gelangt und hängt nur außen an. Zeiss Oc. 4 Obj. 12 = 950/1.

Fig. 12. Dasselbe wie Fig. 11, nur die gegenüberliegende peripherische Seite, natürlich eines anderen, wieder weiter vorgeschrittenen Stadiums, das etwa zwischen denen von Fig. 10 und 11 liegt. Links die Ooblastemzellen, in der Mitte zwei große, reife Sporen und rechts mehrere Auxiliarzellen. In die größere, helle ist soeben ein Ooblastemkern zur Befruchtung hineingeschlüpft. Zeiss Oc. 4 Obj. 1/12 = 950/1.

Fig. 13. Ein Längsschnitt durch die Peripherie eines reifen weiblichen Conceptakels. Der Schnitt wurde durch die Auxiliarzellen geführt, um zu zeigen, dass befruchtete und unbefruchtete neben einander noch in fest parenchymatischem Gewebsverband stehen; zugleich soll die Figur als indirecter Beweis für die Fertilität der Auxiliarzellen gelten, sowie dafür, dass die Procarpien niemals direct Sporen erzeugen. Nur skizzirt. Zeiss Oc. 4 Obj. 1/12 = 950/1.

Fig. 14 u. 15. Längsschnitte durch zwei verschiedene Theile eines sehr jungen Tetrasporangien-Sorus.

Fig. 14 zeigt 3 große Zellen der dritten Schicht, wie bei den weiblichen Conceptakeln, mit denen der Sorus ganz erfüllt ist; in diesen Zellen ist je ein Tetrasporenkern zu erkennen. Hieran schließen sich einige kleine Zellen der zweiten Schicht, deren Membranen bereits sich zu lockern beginnen; ihr protoplasmatischer Inhalt ist herausgetreten und bildet bereits einige kommaförmige Protosporen. Die oberen vier Zellfäden sind vegetative Oberflächenzellen. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 505/1.

Fig. 15 zeigt die ganze Dicke des Sorus, der mit der dritten Schicht großer Zellen vollständig angefüllt ist. Zwischen dieser und der Oberflächenschicht sind einige Protosporen ausgetreten, deren leere Membranen den Beginn des Porus andeuten. Die unteren kleinen Zellen stellen gewöhnliche vegetative Zellen dar. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 505/1.

Fig. 16. Eine freie, kommaförmige Protospore. Zeiss Oc. 5 Obj. 1/12 = 1265/1.

Fig. 17. Ein noch in der hyalinen Zelle eingeschlossener Tetrasporenkern, soeben zwei Wimpern bildend. Zeiss Oc. 5 Obj. 1/12 = 1265/1.

Fig. 18. Ein soeben aus der Membran heraustretender Tetrasporenkern mit langen Wimpern. Zeiss Oc. 5 Obj. 1/12 = 1265/1.

Fig. 19. Ein freier zwischen den hyalinen Zellen sich befindender Tetrasporenkern mit Wimpern. Zwischen den Wimpern desselben lag ein helleres Zellchen; ob dies eine Protospore war oder nicht, konnte leider nicht mit Sicherheit erkannt werden. Zeiss Oc. 5 Obj. 1/12 = 1265/1.

Fig. 20. Der bereits oben verdickte Tetrasporenkern ist aus der hyalinen Zelle gänzlich herausgebrochen, oder er hat sich an diese mit seinen Wimpern außen festgesetzt und wächst nach oben. In der Nähe eine Protospore. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 305/1.

Fig. 21. Umgekehrte Entwicklung wie bei Fig. 20. Der Tetrasporangienkern hat sich mit seinen Wimpern an einer hyalinen Zelle festgesetzt und wächst nach oben. Eine Protospore hat sich an ihn angelegt. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 505/1.

Fig. 22. Der Tetrasporangienkern in einem weiteren Stadium. Nach oben sendet er mehrere Wimpern, nach unten hat er sich bereits in vier schmale, dünne, sehr junge Tetrasporen getheilt. Zu beiden Seiten liegen ihm zwei Protosporen an. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 505/1.

Fig. 23. Weiteres Stadium. Der bereits stark verdickte Tetrasporenkern konnte nicht, wie in Fig. 22, sich nach unten verlängern, weil eine leere hyaline Zelle davorlag. Er bleibt desshalb kurz. Nach oben liegen 6—8 geleerte Membranen, die erste Phase des jungen Porus darstellend; über diesen mehrere vegetative Oberflächenzellen. Zeiss Oc. 4 Obj. 1/12 = 950/1.

Fig. 24 stellt eine sterile verlängerte Tetrasporangiumzelle dar, in der jedenfalls bei anderen Lithothamnion-Species das Tetrasporangium zur Reife gelangt. Hier aber bleibt sie steril. Im Inneren sieht man den Zellkern ?, die Zelle ist oben geöffnet, um den soeben eintretenden Tetrasporenkern einzulassen. Zu beiden Seiten zwischen den großen Zellen befinden sich Zellkerne ? und Tetrasporenkerne. Drei von ihnen auf der linken Seite sind bereits ausgetreten. Über der Sporangiumzelle ordnen sich bereits die Oberflächenzellen zum Porus. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 505/1.

Fig. 25. Nächstes Stadium von Fig. 24. Eine verlängerte sterile Tetrasporangiumzelle, in die soeben links ein Tetrasporenkern eingedrungen ist. Rechts liegt der Zellkern ?. Von beiden strömt feinkörniges Plasma aus. Zeiss Oc. 4 Obj. 1/12 = 950/1.

Fig. 26. Fast reifes Tetrasporangium und nächstes Stadium nach dem in Fig. 22 und 23 dargestellten. Vergleicht man Fig. 26 mit Fig. 22, so ist ein weiterer Commentar überflüssig. Drei scharf zugespitzte Zellreihen beginnen oberhalb den Porus zu bilden. Zeiss Oc. 2 Obj. 1/12 = 505/1.

Fig. 27. Ein reifes Tetrasporangium von der Seite eines Sorus. Die unteren kleinen Zellen stellen die Begrenzung des Sorus dar; oberhalb ist der Porus deutlich als Röhrchen ausgebildet; zu beiden Seiten desselben vegetative Oberflächenzellen. Nur skizzirt. Zeiss Oc. 4 Obj. D = 435/1.

Fig. 28. Ein freies, mittels Nadeln aus dem Sorus herauspräparirtes Tetrasporangium. Die drei oberen Tetrasporangien sind nur skizzirt angegeben, dagegen zeigt das untere den vollen Keimprocess. Man erkennt deutlich die bereits in 6—7 Reihen angeordneten vegetativen, mit körnigem Plasma angefüllten Zellen. Zeiss Oc. 4 Obj. 1/12 = 950 1.

Die Schwimmbewegungen von Rhizostoma pulmo.

Von

J. v. Uexküll.

Der rhythmische Schlag des Medusenschirmes hat schon lange als Prototyp für jede rhythmische Bewegung gegolten und ist daher das Object eingehender Untersuchungen geworden. Diese, unter denen die Arbeiten von Eimer und Romanes obenan stehen, haben das Resultat gezeitigt, dass die Randkörper der Medusen als nervöse Centren anzusehen sind, die den rhythmischen Schlag auslösen, da ihre Entfernung mit großer Sicherheit die dauernde Ruhe des Schirmes herbeiführt. Nur Loeb lässt in seinem erbitterten Feldzug gegen Alles, was Centrum heißt, auch die Centra des Schirmes nicht gelten, ohne jedoch eine überzeugende Deutung des rhythmischen Schlages beizubringen. In einem Punkte wird man ihm wohl Beifall zollen dürfen, dass nämlich durch die Heranziehung eines rhythmischen Centrums als Erklärung bloß eine neue Unbekannte eingeführt wird.

Zur Untersuchung der vorliegenden Frage eignet sich *Rhizostoma pulmo* sehr gut. Bei ihr existirt keine Erregungsleitung zwischen dem unbeweglichen Mundstiel und dem Schirm. Desshalb kann man ohne Störung den Mundstiel abtrennen.

Das unverletzte Thier sucht weder seine Nahrung noch flieht es vor schädlichen Reizen. Man kann in ein größeres Bassin durch ein Glasrohr eben sowohl Luft wie Kohlensäure einperlen lassen — die Bewegungsrichtung der Meduse wird keinen Unterschied zeigen. Und doch ist die Kohlensäure ein schweres Gift, das die *Rhiz.* binnen Kurzem bewegungslos macht; nur Zuführung von frischem Seewasser rettet die Meduse aus ihrer Betäubung.

Die Bewegungsrichtung von *Rhiz.* wird ausschließlich durch

die Form der Thiere bestimmt. Ihr gewölbter Schirm lässt sie leicht von Hindernissen abgleiten oder durch den Gegenstoß im rechten Winkel abprallen.

Bei strömendem Wasser sieht man *Rhiz.* bald mit bald gegen den Strom gerichtet schwimmen, je nachdem der Schirm oder der Stiel sich im Strömungsmaximum befindet.

Obwohl der Stiel nicht activ das Schwimmen beeinflusst, so übt er doch durch seine todte Masse eine Wirkung auf die Schnelligkeit der Schlagfolge aus. Er sitzt mit 4 federnden Spangen am Boden der Glocke fest. Zwischen den Spangen breitet sich der weiche häutige Magen aus. Bei jeder Contraction des Schirmrandes wird der Gipfel des Schirmes vorwärts gedrängt und ein Zug auf den Mundstiel ausgeübt. Dieser kann dem Zuge aber nicht unmittelbar folgen, da sein Reibungswiderstand im Wasser zu groß ist. Daher werden zuerst die federnden Spangen gedehnt und wird das Magenlumen erweitert.

Nach Beendigung des Schlages flacht sich die Glocke wieder ab, die Spangen federn zurück, der Mundstiel nähert sich der Glocke, und das Lumen des Magens verengt sich wieder.

Dass dies die richtige Darstellung der Vorgänge ist, ergiebt sich daraus, dass nach Abtragung des Mundstieles unterhalb der Vereinigungsstelle der 4 Spangen die Spangen der Bewegung der Glocke ohne Weiteres folgen, und dass das Magenlumen keine Veränderung mehr erleidet. Man braucht dann nur mit der Pincette die Verbindungsfläche der 4 Spangen zu fassen, um wieder den Magen im alten Rhythmus sich schließen und öffnen zu sehen.

Wie man sieht, bedeutet die Mitbewegung des Mundstieles bei *Rhiz.* eine bedeutende Mehrbelastung der durch die Muskelcontraction zu leistenden Arbeit. Die unmittelbare Folge der Abtragung des Mundstieles ist denn auch eine Steigerung der Schlagfrequenz.

Doch darf man nicht glauben, dass der Mundstiel durch den Rhythmus seiner Eigenschwingungen den Rhythmus der Glocke bestimme, dazu ist jede Einzelschwingung viel zu vollständig abgedämpft. Dies wird auch dadurch bewiesen, dass die Schlagfrequenz in directer Abhängigkeit von der Temperatur des Seewassers steht. Durch die Erhöhung der Meerestemperatur von 13° auf 22° kann man die Schlagfolge auf das Doppelte erhöhen (von 1 Schlag in der Secunde bis auf 2 Schläge).

Die Anwesenheit des Mundstieles bedeutet also bloß eine Erhöhung des Widerstandes, den bereits die elastische Gallertmasse

an der Glocke der Contraction der Ringmuskeln entgegensetzt. Die Erhöhung dieses Widerstandes ruft, wie wir sahen, eine Verlangsamung der Schläge hervor. Wir werden gleich erfahren, dass der Widerstand des elastischen Widerlagers auch auf die Coordination des Schlages von Einfluss ist.

Schneidet man ein Viertel der Glocke mit zwei Randkörpern heraus und trennt auf der Innenseite die Muskulatur zwischen den beiden Randkörpern senkrecht durch, ohne den Gallertschirm zu zerschneiden, so sieht man anfangs die beiden Theile uncoordinirt schlagen, bis nach und nach der Einfluss des gemeinsamen elastischen Widerlagers sie zu einem gleichzeitigen Schlagen bringt. Mit der Durchtrennung des Widerlagers hört auch die Coordination für immer auf.

Wir werden noch die Deutung des Einflusses dieses rein physikalischen Factors auf die physiologischen Vorgänge zu erörtern haben.

Sowohl Eimer als auch Romanes und noch zuletzt Berger haben übereinstimmend festgestellt, dass die Abtragung der Randkörper bei Scyphomedusen die Bewegungen dauernd stille stellt. Nur hin und wieder tritt noch ein einzelner Schlag auf. Das gilt auch durchaus von *Rhiz. pulmo.*

Dürfen wir daraus schließen, dass die Randkörper nervöse Centra sind, die die Rhythmicität verursachen?

Schon Romanes hat gefunden, dass die Ringmuskeln einer von Randkörpern entblößten *Aurelia aurita* auf tetanischen Reiz, wenn er nicht übertrieben stark war, mit rhythmischen Contractionen antworten.

Bei *Rhiz.* habe ich auch auf die stärksten tetanisirenden Ströme eines großen Inductoriums immer nur rhythmische Antworten erhalten. Dass hierbei das elastische Widerlager nicht zur Deutung herbeigezogen werden darf, ergiebt sich daraus, dass ein dünner Randstreifen, der einer randkörperfreien Meduse entnommen war, eben so gut rhythmisch antwortete, wie ein Streifen aus der höherliegenden Muskulatur, der ein dickes elastisches Polster trug. Die Rhythmicität ist also eine Eigenschaft, die der Muskelschicht allein schon zukommt.

Man macht es sich neuerdings in der Frage nach dem Ursprung der Rhythmicität sehr bequem, indem man sie einfach für eine Grundeigenschaft der Muskeln erklärt. Zu dieser Behauptung hat man aber sehr wenig Veranlassung. Es giebt thatsächlich in der ganzen

Thierreihe nicht einen einzigen einwandfreien Fall, in dem ein Reiz von einer normalen Muskelfaser auf eine andere normale Muskelfaser übergriffe. In allen einwurfsfreien Fällen bleibt die Erregung streng auf die gereizte Muskelfaser beschränkt. Eben so wenig antworten in allen bekannten Fällen die Muskeln auf tetanisirende Reizung je anders als durch Tetanus oder Dauer-Tonus. Trotzdem Alles dagegen spricht, hat sich die herrschende Lehre von der directen Muskelleitung und Rhythmicität auf rein muskulöser Basis, von unerforschtem oder falsch gedeutetem Material ausgehend, aufbauen und erhalten können.

Hoffentlich werden APÁTHY's bahnbrechende histologische Arbeiten hierin Wandel schaffen. Was uns für den vorliegenden Fall einer rhizostomen Meduse an histologischem Material zu Gebote steht, verdanken wir der vortrefflichen Arbeit von HESSE. Nach ihr verbreitet sich über die gesammte Ringmuskulatur ein reiches Nervennetz, von dem aus zahlreiche Züge zu den Randkörpern abbiegen und die sogenannten Nervenstraßen bilden. Einzelne Ganglienzellen fanden sich gleichfalls am Nervennetze.

Die Muskelzellen sind nur zum Theil in ein quergestreiftes Band ausgezogen, zum Theil sitzen sie mit ihrem Protoplasmakörper epithelartig an einander.

Die Function der Reizleitung können wir ohne Bedenken den Nerven zuschreiben, die Contraction dem umgebildeten Theile der Muskelzellen. Für die Eigenschaft, einen tetanisirenden Reiz in einen rhythmischen zu verwandeln, werden wir aber nach einem anderen Organ suchen müssen.

Nun habe ich gezeigt, dass es bei den Seeigeln eine Einrichtung giebt, die ich Klinkung nenne. Sie äußert sich darin, dass in den Centren, die den Stachelmuskeln ansitzen, der Tonus steigen oder fallen kann, der gesteigerte Tonus aber das Centrum für jede neu herantretende Erregung unzugänglich macht, während das Centrum bei niederem Tonus für die gleiche Erregung zugänglich bleibt. Man kann sich leicht vorstellen, wie ein nervöses Centrum, das nach Eintreffen der Erregung eine Tonussteigerung erfährt und hierdurch für die nächste Erregung unzugänglich wird, sich eine refractäre Periode gegenüber tetanischer Reizung verschaffen kann und, nachdem es seinen Tonus der Muskelfaser übertragen hat, für die andauernd eintreffenden tetanischen Erregungswellen wieder so lange empfänglich ist, bis es der steigende Tonus für die Erregungswellen wieder ausgeklinkt hat.

Ich halte es nicht für schwierig, diese Zurückführung der Rhythmicität auf die Klinkung, die bei den Seeigeln von mir erwiesen wurde, auf die Medusen auszudehnen.

Noch auf Eines sei hingewiesen. Bei den Seeigeln fand ich, dass Dehnung den Tonus in den Muskeln und ihren Centren zum Fallen brachte. Wenn wir das Gleiche für die Medusen annehmen, so wird uns der Einfluss der Elasticität des Schirmes auf die Schlagfolge und die Coordination ohne Weiteres verständlich: erst wenn alle Muskelfasern gleichmäßig gedehnt sind, sind sie auch für die gleichen Erregungen gleichmäßig eingeklinkt.

Bisher haben wir uns damit begnügt, den Ursachen nachzuforschen, die den Rhythmus des randkörperfreien Schirmrandes bedingen. Jetzt treten wir an die Frage heran: was leisten die Randkörper selbst? Ein einfacher Versuch beantwortet die Frage. Man nimmt einer *Rhizostoma* alle Randkörper bis auf einen fort und wartet ab, bis sie die Schwierigkeiten, die in Folge der langsamen Reizleitung einer gleichmäßigen Innervirung entgegenstehen, überwunden hat und wieder regelmäßig schlägt. Dann genügt es, mit einem beliebigen Gegenstande das letzte Randkörperchen an der Schwingung zu verhindern, und der ganze Schirm steht momentan still. Meist genügt es, den Randkörper passiv in leichte Bewegung zu versetzen, um eine neue Reihe von Schlägen des Schirmes anzuregen.

Jetzt wissen wir, woran wir sind: ein Centrum für den Rhythmus haben wir nicht vor uns, denn für ein solches muss es vollkommen gleichgültig sein, ob es geschaukelt wird oder nicht. Dagegen haben wir im Randkörper ein Receptionsorgan für mechanischen Reiz zu sehen und weiter nichts. Der hohle Stiel des Randkörpers mit seinen Concretionen am freien Ende gleicht dem Klöppel einer Glocke, der nicht mit der Glocke zusammenschwingt, sondern Eigenschwingungen ausführt, die ihn immer wieder an die Glocke anschlagen lassen. Ob man den Vergleich so weit treiben und das Anschlagen des Randkörpers an die Innenwand der Sinnesgrube für das reizauslösende Moment halten soll, oder ob eine Dehnung an der Biegungsstelle dieses kleinen Klöppels zur Reizerzeugung genügt — darüber müssen weitere histologisch-physiologische Experimente angestellt werden.

Über die Rolle, die die Randkörper beim Schwimmen der Meduse spielen, sind wir auch ohne dies im Klaren: bei jedem Schlage werden die Randkörper hin und her bewegt. Dadurch erzeugen

sie eine Erregung, die sich im Nervennetz verbreitet, in die eingeklinkten Muskelcentren eintritt und die Muskeln zur Contraction bringt. Sowie die eingetretene Erregung den Tonus zum Steigen gebracht hat, werden die Centren ausgeklinkt, und die noch vorhandene Erregung im Nervennetz verläuft wirkungslos. Man sieht, dass es bei dieser Einrichtung ziemlich gleichgültig ist, ob alle oder nur einzelne Randkörper die Erregung erzeugen, immer wird ein einheitlicher Schlag zu Stande kommen. Dafür sorgt schon die Elasticität der Gallertscheibe, die die Muskeln so lange gestreckt hält, bis sie gemeinsam angreifend den Schirm zusammenziehen. Das Zusammenfahren des Schirmrandes erregt dann seinerseits die Randkörper, und das Spiel beginnt von Neuem.

Dass nicht immer alle Randkörper mitspielen, sieht man am besten an einer großen Meduse, der man alle Randkörper bis auf zwei gegenüberliegende entfernt hat. Bei ihr sieht man häufig die Contraction nur von einem der beiden Randkörper ausgehen. Man braucht dann nur den activen Randkörper anzuhalten, um sofort Ruhe zu erzeugen. Gewöhnlich muss man freilich beide Randkörper still stellen, um den gewünschten Erfolg zu erzielen.

Das Wiedereinsetzen des Schlages geschieht bei einer derartig still gestellten Meduse, die sich selbst überlassen bleibt, nach einiger Zeit durch eine auch bei randkörperfreien Thieren auftretende spontane Muskelcontraction.

Thiere, die man längere Zeit nach der Operation im stehenden Wasser belassen hat, zeigen große Neigung, das Schlagen auch nach der Entfernung der Randkörper wieder aufzunehmen. Freilich gelingt das bei *Rhizostoma* nur sehr schlecht. Doch möchte ich derartige Fälle, die Eimer und Loeb beobachtet haben, nicht in Abrede stellen. Ich führe sie aber nicht auf Erholung sondern auf Erkrankung zurück. An solchen alten Thieren erkennt man viele absterbende, weißlich gewordene Stellen, die einen Krankheitsherd darstellen, von dem aus sehr gut Reize ausgehen können, die, wie wir wissen, immer rhythmische Schläge zur Folge haben. Man kann durch Auflegen eines Kochsalzkrystalles auf die Muskulatur einer stillliegenden randkörperfreien *Rhiz.* gleichfalls eine rhythmische Schlagfolge erzielen, während um den Krystall herum das Gewebe weiß wird und abstirbt.

Die hier aufgefundene Function der Randkörper von *Rhizostoma* ist desswegen von principieller Bedeutung, weil dadurch zum ersten Male experimentell nachgewiesen ist, dass es Receptionsorgane giebt,

die zur Aufnahme von Bewegungen dienen, die vom eigenen Thierkörper ausgehen. Hält man damit die Thatsache zusammen, dass einzelne Randkörper der Medusen richtige Otolithen enthalten, und dass sie alle nach dem Princip der Otolithen gebaut sind, so wird uns der Einfluss der Otolithen auf die Körpermuskulatur bei höheren Thieren nicht mehr so wunderbar erscheinen und die interessante Hypothese von Richard Ewald eine neue Stütze erhalten.

Litteraturverzeichnis.

Berger, Physiology and Histology of the Cubomedusae [etc.]. in: Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Baltimore Vol. 4 No. 4 1900.

Eimer, Zool. Untersuchungen. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 6. Bd. 1874.

Hesse, Über das Nervensystem von *Rhizostoma Cuvieri*. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd. 1895 pag. 85 ff.

Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie. Leipzig 1899 pag. 10 ff.

Romanes, Observations on the locomotor System of Medusae. in: Phil. Trans. Vol. 166 1876 pag. 269 ff.

—— Idem. Vol. 167 1877 pag. 659 ff.

Uexküll, Physiologie des Seeigelstachels. in: Zeit. Biol. 39. Bd. 1900 pag. 73 ff.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Verlag von **R. Friedländer & Sohn** in **Berlin N.W.**, Carlstrasse 11.

In unserem Verlage erscheint:

Das Tierreich.

Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen.

In Verbindung mit der **Deutschen Zoologischen Gesellschaft**

herausgegeben von der

Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.

Generalredakteur: Franz Eilhard Schulze.

In Lieferungen, gross Lexikon-Oktav. — Mit Abbildungen.

Erschienen sind:

Probelieferung. (*Protozoa.*) **Heliozoa.** Bearbeitet von F. Schaudinn (Berlin). 24 Seiten mit 1 Abbildung. 1896. **Preis Mark 1,50.**

1. Lieferung. (*Aves.*) **Podargidae, Caprimulgidae** und **Macropterygidae.** Bearbeitet von E. Hartert (Tring). VIII und 98 Seiten mit 16 Abbildungen und 1 Beilage (Terminologie des Vogelkörpers, von A. Reichenow. 4 Seiten mit 1 Abbildung). 1897 II. **Subskriptionspreis Mark 4,50. Einzelpreis Mark 7,—.**

2. Lieferung. (*Aves.*) **Paradiseidae.** Bearbeitet von The Hon. W. Rothschild. VI und 52 Seiten mit 15 Abbildungen. 1898 IV. **Subskriptionspreis Mark 2,80. Einzelpreis Mark 3,60.**

3. Lieferung. (*Acarina.*) **Oribatidae.** Bearbeitet von A. D. Michael (London). XII und 93 Seiten mit 15 Abbildungen. 1898 VII. **Subskriptionspreis Mark 4,50. Einzelpreis Mark 6,80.**

4. Lieferung. (*Acarina.*) **Eriophyidae (Phytoptidae).** Bearbeitet von A. Nalepa (Wien). IX und 74 Seiten mit 3 Abbildungen. 1898 VIII. **Subskriptionspreis Mark 3,80. Einzelpreis Mark 5,—.**

5. Lieferung. (*Protozoa.*) **Sporozoa.** Bearbeitet von A. Labbé (Paris). XX und 180 Seiten mit 196 Abbildungen. 1899 VII. **Subskriptionspreis Mark 8,80. Einzelpreis Mark 12,—.**

6. Lieferung. (*Crustacea.*) **Copepoda, I. Gymnoplea.** Bearbeitet von W. Giesbrecht (Neapel) und O. Schmeil (Magdeburg). XVI und 169 Seiten mit 31 Abbildungen. 1898 XII. **Subskriptionspreis Mark 8,40. Einzelpreis Mark 11,—.**

7. Lieferung. (*Acarina.*) **Demodicidae** und **Sarcoptidae.** Bearbeitet von G. Canestrini (Padua) und P. Kramer (Magdeburg). XVI und 193 Seiten mit 31 Abbildungen. 1899 IV **Subskriptionspreis Mark 9,20. Einzelpreis Mark 12,—.**

8. Lieferung. (*Arachnoidea.*) **Scorpiones** und **Pedipalpi.** Bearbeitet von K. Kraepelin (Hamburg). XVIII und 265 Seiten mit 94 Abbildungen. 1899 III. **Subskriptionspreis Mark 12,60. Einzelpreis Mark 17,—.**

9. Lieferung. (*Aves.*) **Trochilidae.** Bearbeitet von E. Hartert (Tring). IX und 254 Seiten mit 34 Abbildungen. 1900 II. **Subskriptionspreis Mark 12,—. Einzelpreis Mark 16,—.**

10. Lieferung. (*Vermes.*) **Oligochaeta.** Bearbeitet von W. Michaelsen (Hamburg). XXIX und 575 Seiten mit 13 Abbildungen. 1900 X. **Subskriptionspreis Mark 26,60. Einzelpreis Mark 35,—.**

11. Lieferung. (*Orthoptera.*) **Forficulidae** und **Hemimeridae.** Bearbeitet von A. de Bormans (Turin) und H. Krauss (Tübingen). XV und 142 Seiten mit 47 Abbildungen. 1900 X. **Subskriptionspreis Mark 7,—. Einzelpreis Mark 9,—.**

12. Lieferung. (*Arachnoidea.*) **Palpigradi** und **Solifugae.** Bearbeitet von K. Kraepelin (Hamburg). XI und 159 Seiten mit 118 Abbildungen. 1901 II. **Subskriptionspreis Mark 8,—. Einzelpreis Mark 10,—.**

14. Lieferung. (*Lepidoptera.*) **Libytheidae.** Bearbeitet von A. Pagenstecher (Wiesbaden). IX und 18 Seiten mit 4 Abbildungen. 1901 II. **Subskriptionspreis Mark 1,50. Einzelpreis Mark 2,—.**

15. Lieferung. (*Aves.*) **Zosteropidae.** Bearbeitet von O. Finsch (Leiden). XIV und 55 Seiten mit 32 Abbildungen. 1901 III. **Subskriptionspreis Mark 3,60. Einzelpreis Mark 4,80.**

Im Druck befinden sich:

13. Lieferung. (*Acarina.*) **Hydrachnidae** und **Halacaridae.** Bearbeitet von R. Piersig (Annaberg) und H. Lohmann (Kiel).

16. Lieferung. (*Mollusca.*) **Cyclophoridae.** Bearbeitet von W. Kobelt (Schwanheim).

Es wird ersucht, Subskriptions-Anmeldungen baldigst an die unterzeichnete Verlags-Buchhandlung direkt, oder durch Vermittelung anderer Buchhandlungen, zu richten.

Berlin, Februar 1901.

NW., Carlstr. 11.

R. Friedländer & Sohn.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

Jahrg. 1. Année	1.	**Ctenophoren,** von C. Chun. 1880. 313 S. mit 18 Taf. (Vergriffen — Épuisé.)
	2.	**Fierasfer,** per C. Emery. 1880. 76 S. mit 9 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
2.	3.	**Pantopoden,** von A. Dohrn. 1881. 252 S. mit 18 Tafeln. 60 *M* — 75 Fr.
	4.	**Corallinenalgen,** von H. zu Solms-Laubach. 1881. 64 S. mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
3.	5.	**Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Tafeln. 25 *M* — 31.25 Fr.
	6.	**Capreliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Tafeln. 30 *M* — 37.50 Fr.
	7.	**Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Tafeln. 30 *M* — 37,50 Fr.
	8.	**Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Tafel. 6 *M* — 7.50 Fr.
	9.	**Attinie,** per A. Andres. Vol. I. 1884. 459 S. mit 13 Tafeln. 80 *M* — 100 Fr.
4. 5.	10.	**Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	11.	**Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
	12.	**Cryptonemiaceen,** von G. Berthold. 1884. 27 S. mit 8 Taf. 40 *M* — 50 Fr.
6.	13.	**Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	14.	**Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
7. 8.	15.	**Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Tafeln. 40 *M* — 50 Fr.
	16.	**Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. 120 *M* — 150 Fr.
9.	17.	**Capreliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 S. mit 7 Taf. 24 *M* — 30 Fr.
	18.	**Enteropneusten,** v. J. W. Spengel. 1893. 756 S. m. 37 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
10—12.	19.	**Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 S. mit 54 Tafeln. 150 *M* — 187,50 Fr.
	20.	**Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. m. 61 Taf. 150 *M* — 187,50 Fr.
13.	21.	**Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. m. 40 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
14—16.	22.	**Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
	23.	**Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.
17.	24.	**Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. 100 *M* — 125 Fr.
18—19.	25.	**Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. 80 *M* — 100 Fr.
	26.	**Rhodomelaceen,** von P. Falkenberg. 1900. 776 Seiten mit 24 Tafeln. 120 *M* — 150 Fr.

In Vorbereitung: — En préparation: **Non-calcareous Sponges,** by G. C. J. Vosmaer.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 *M*.
Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I.	1878—79.	592	Seiten	mit	18	Tafeln.	29 *M*	VI.	1885—86.	756	Seiten	mit	33	Tafeln.	58 *M*
II.	1880—81.	530	»	»	20	»	29 *M*	VII.	1886—87.	748	»	»	27	»	56 *M*
III.	1881—82.	602	»	»	26	»	41 *M*	VIII.	1888.	662	»	»	25	»	55 *M*
V.	1883.	522	»	»	30	»	59 *M*	IX.	1889—91.	676	»	»	25	»	58 *M*
IV.	1884.	580	»	»	32	»	56 *M*	Diese 9 Bände zusammen 441 *M* = 551,25 Fr.							
X.	1891—93.	680	»	»	40	»	76 *M*	XII.	1895—97.	772	Seiten	mit	34	Tafeln	72 *M*
XI.	1893—95.	694	»	»	24	»	58 *M*	XIII.	1898—99.	773	»	»	13	»	43 *M*

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

Zoolog. Jahresber. f. 1879.	Pr. 32 *M*.	40.— Fr.	Zoolog. Jahresber. f. 1884. Pr. 36 *M*. 45,— Fr.
» » » 1880.	» 31 *M*.	38,75 Fr.	» » » 1885. » 36 *M*. 45,— Fr.
» » » 1881.	» 31 *M*.	38,75 Fr.	
» » » 1882.	» 32 *M*.	40.— Fr.	Zoolog. Jahresber. für 1886—1899, Preis jedes
» » » 1883.	» 34 *M*.	42,50 Fr.	Jahrg. Bandes 24 *M*. Chaque année 30 Fr.

Autoren- und Sachregister zu den Jahresberichten für 1886—1900,
bearbeitet von **P. Schiemenz** und **E. Schoebel.** Preis 16 *M* — 20 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 *M*. — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., lex prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.

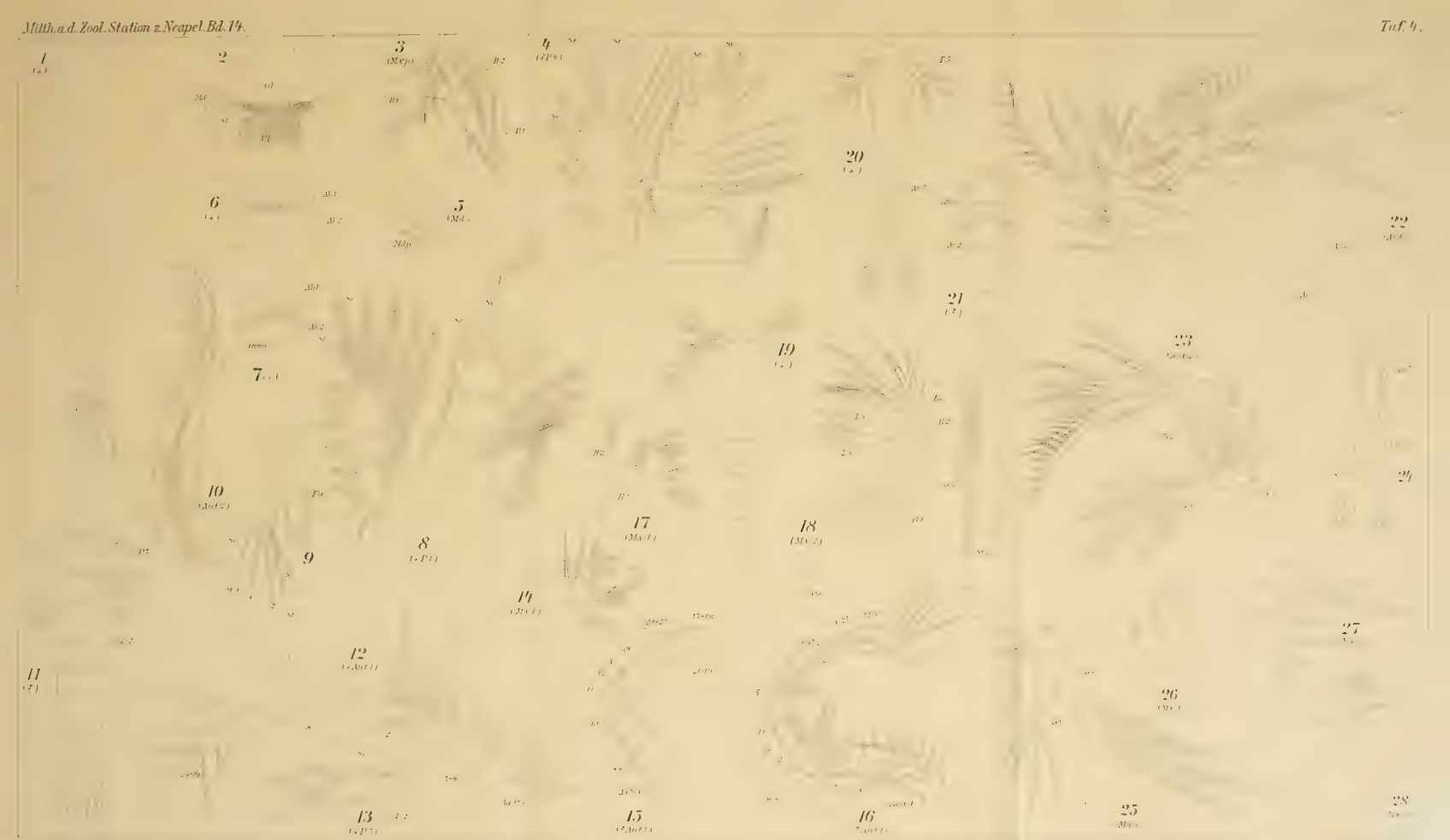
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

1.
2.
3.
4
4'
4''
5.
6a
6b
7
8a
8b
9a
9b
10.
11.
12
13
14
15
16a
16a
B
17a
17b
17c
17d
17e
17f
17g
17h
17i
17k
17l
17m
17o
17p

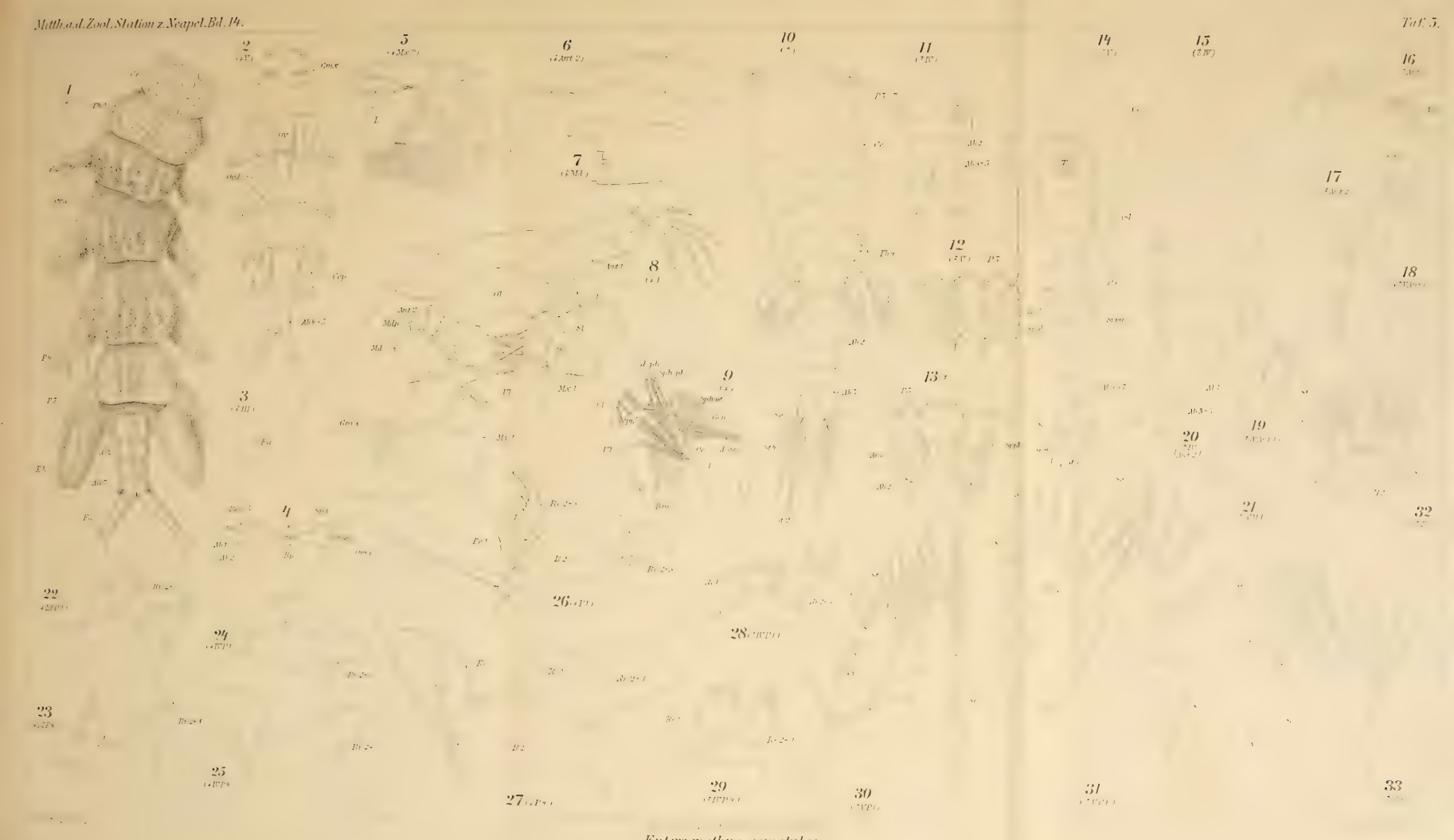
Pterinopsijllus.

Cyclopina : Fig 1–22.

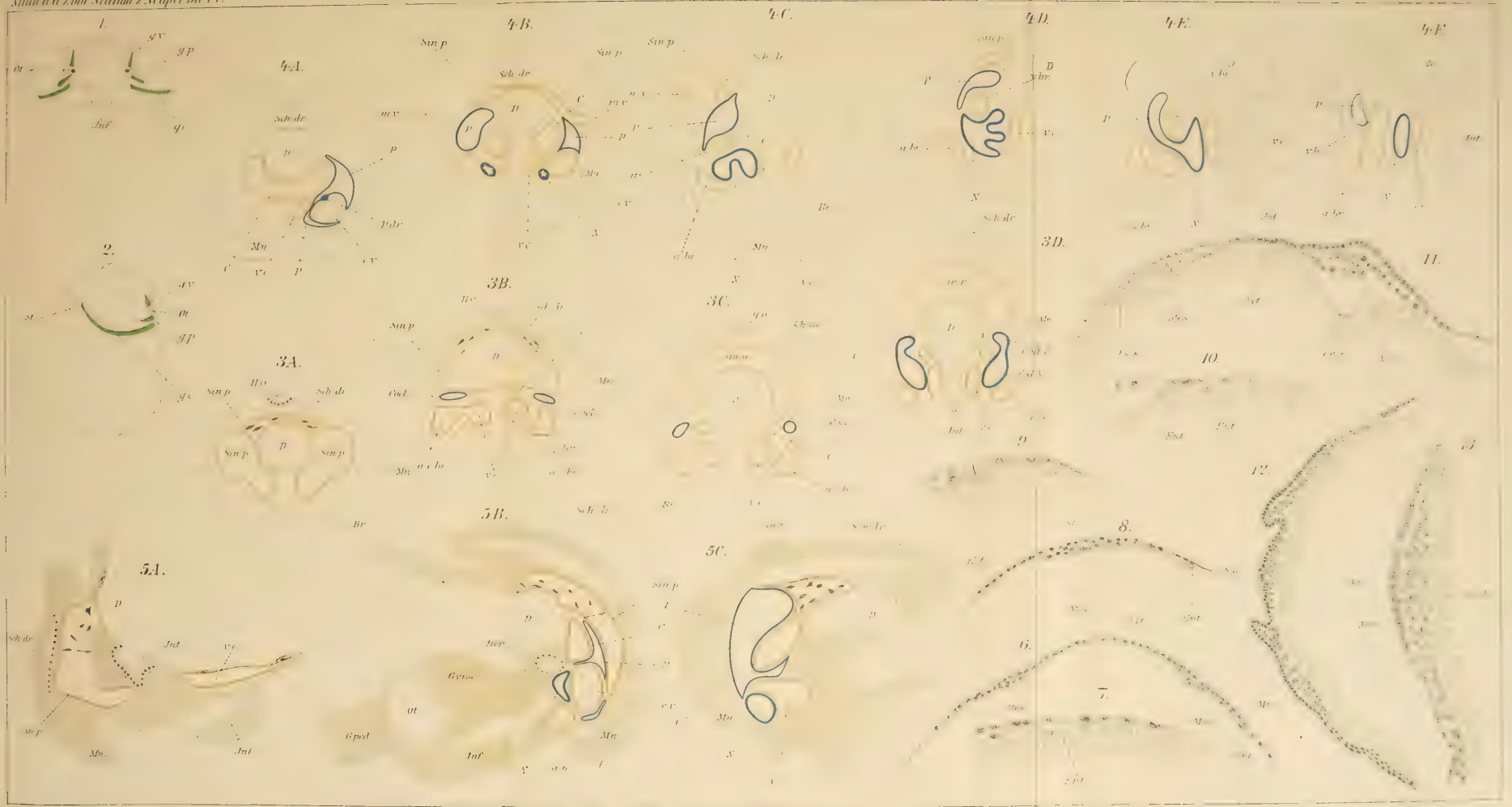
Cervinia : Fig 23–29.

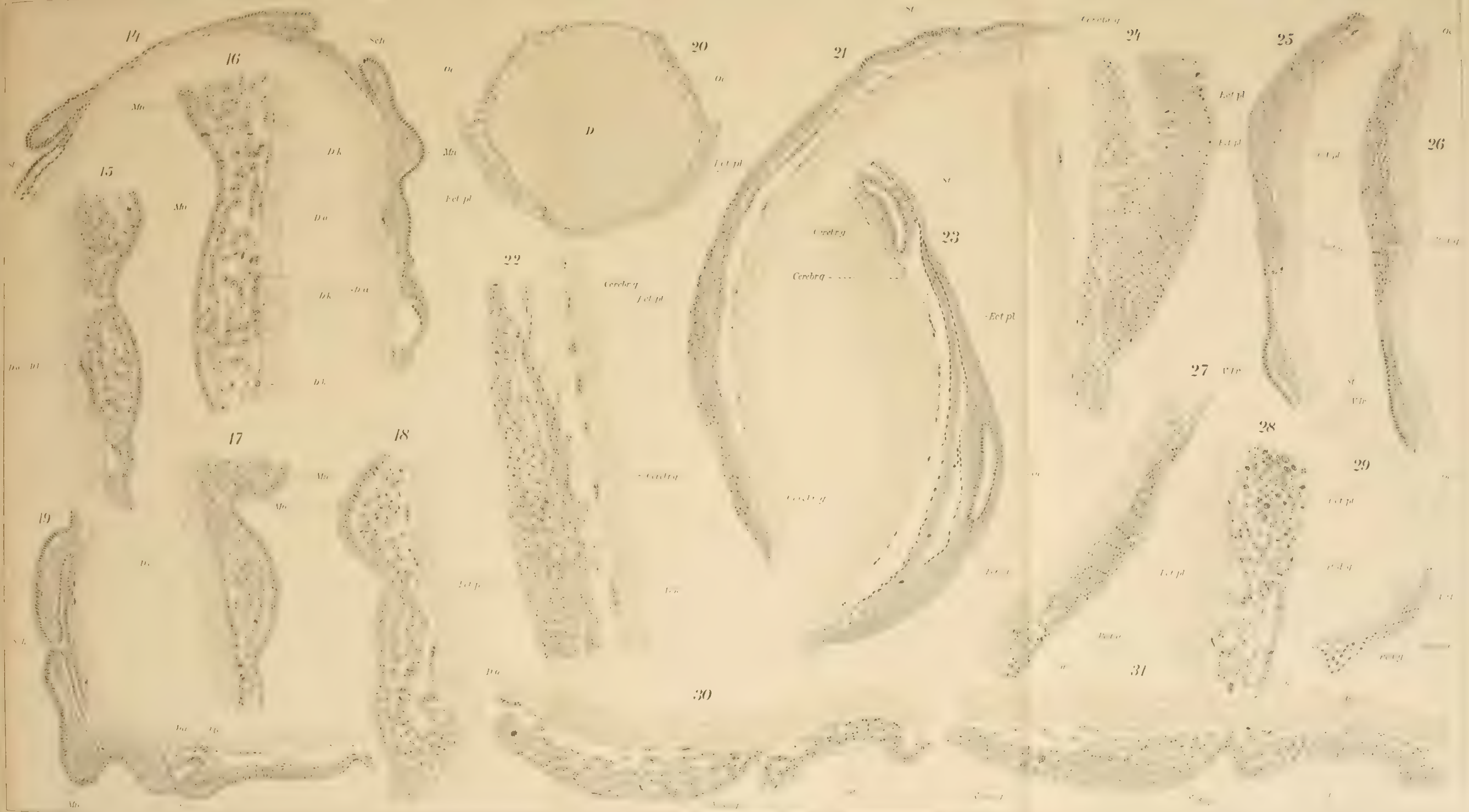


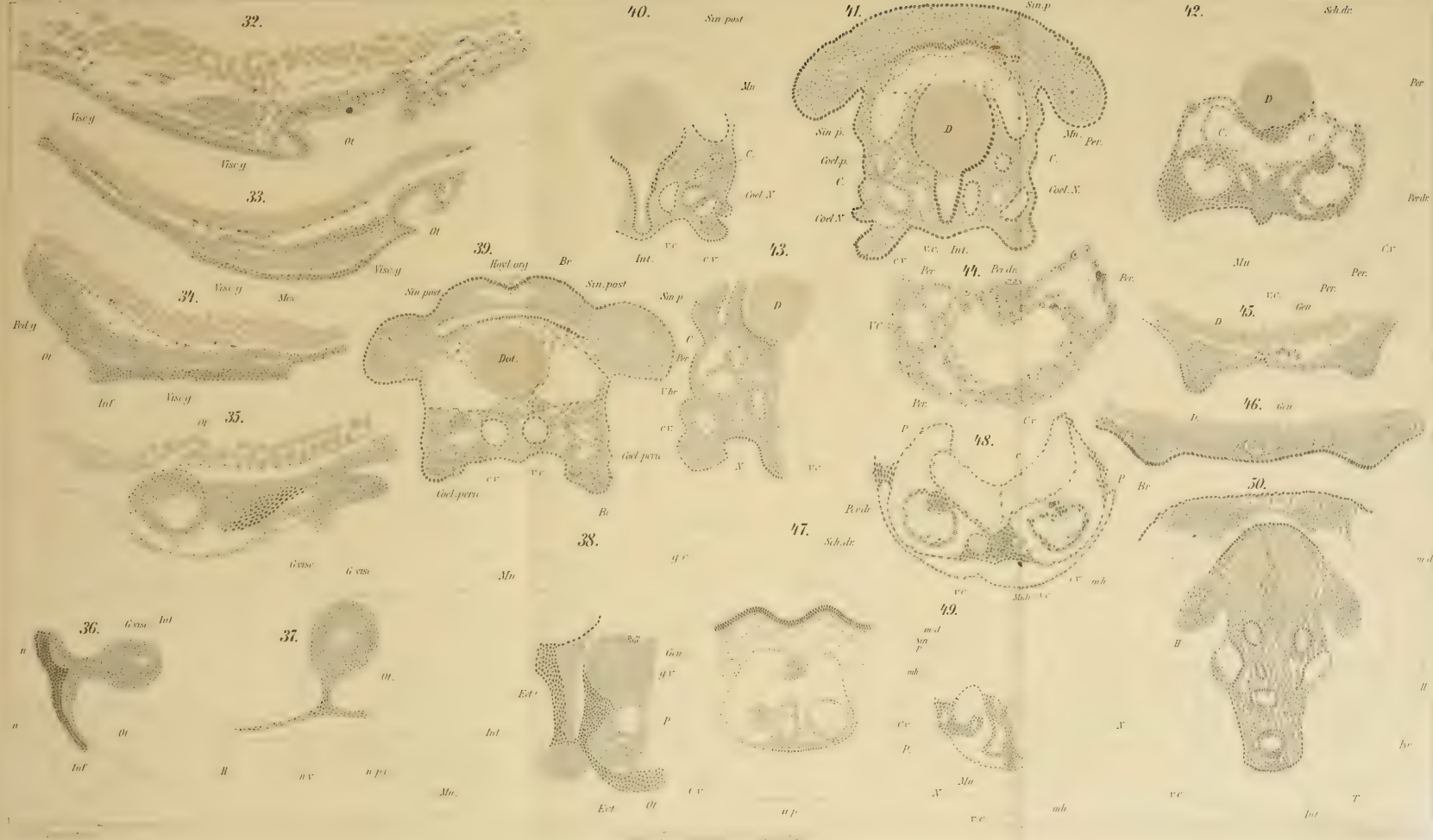
Eurÿte Fig. 1–21. Cervinia ? Fig. 22–28

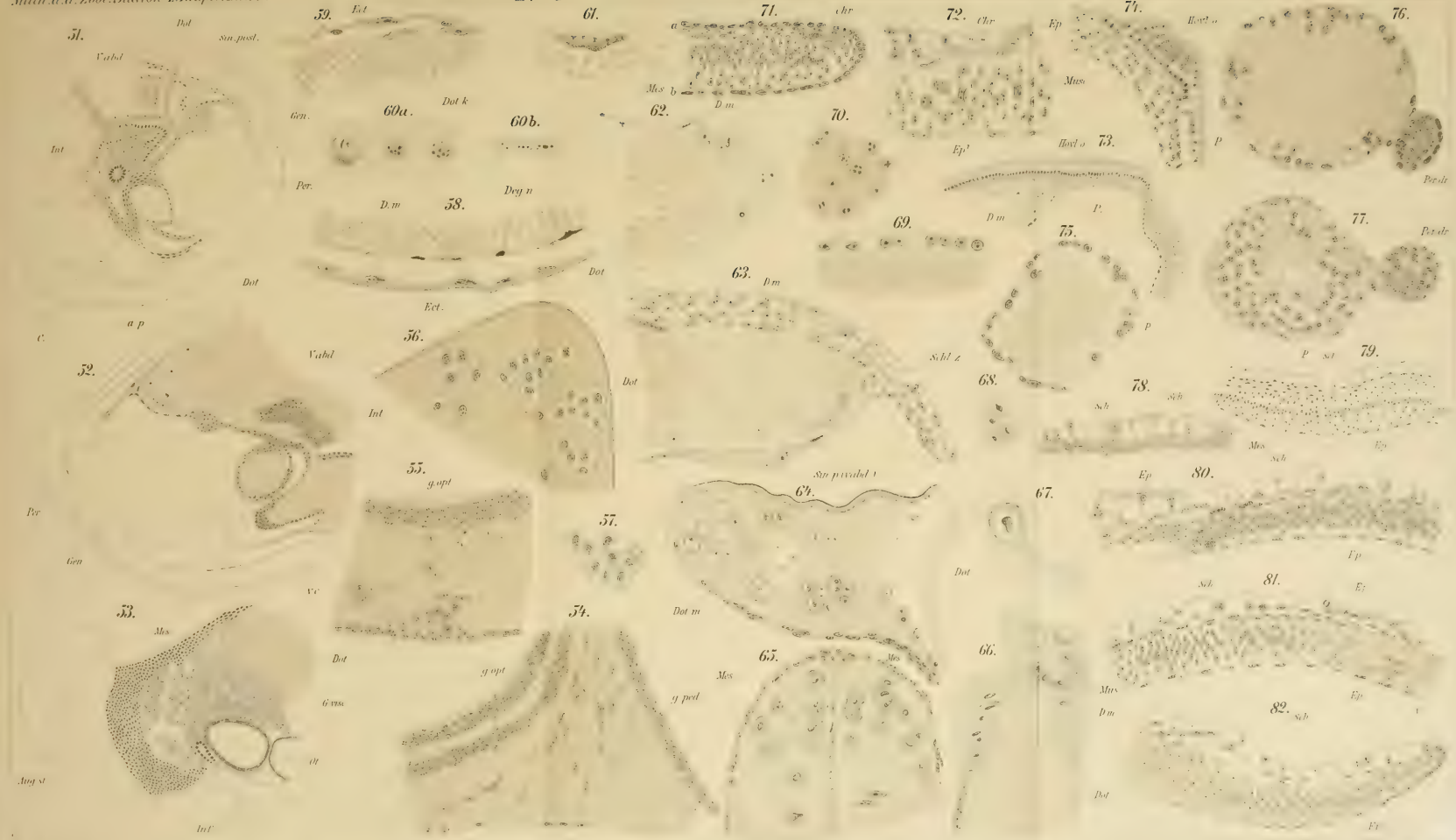


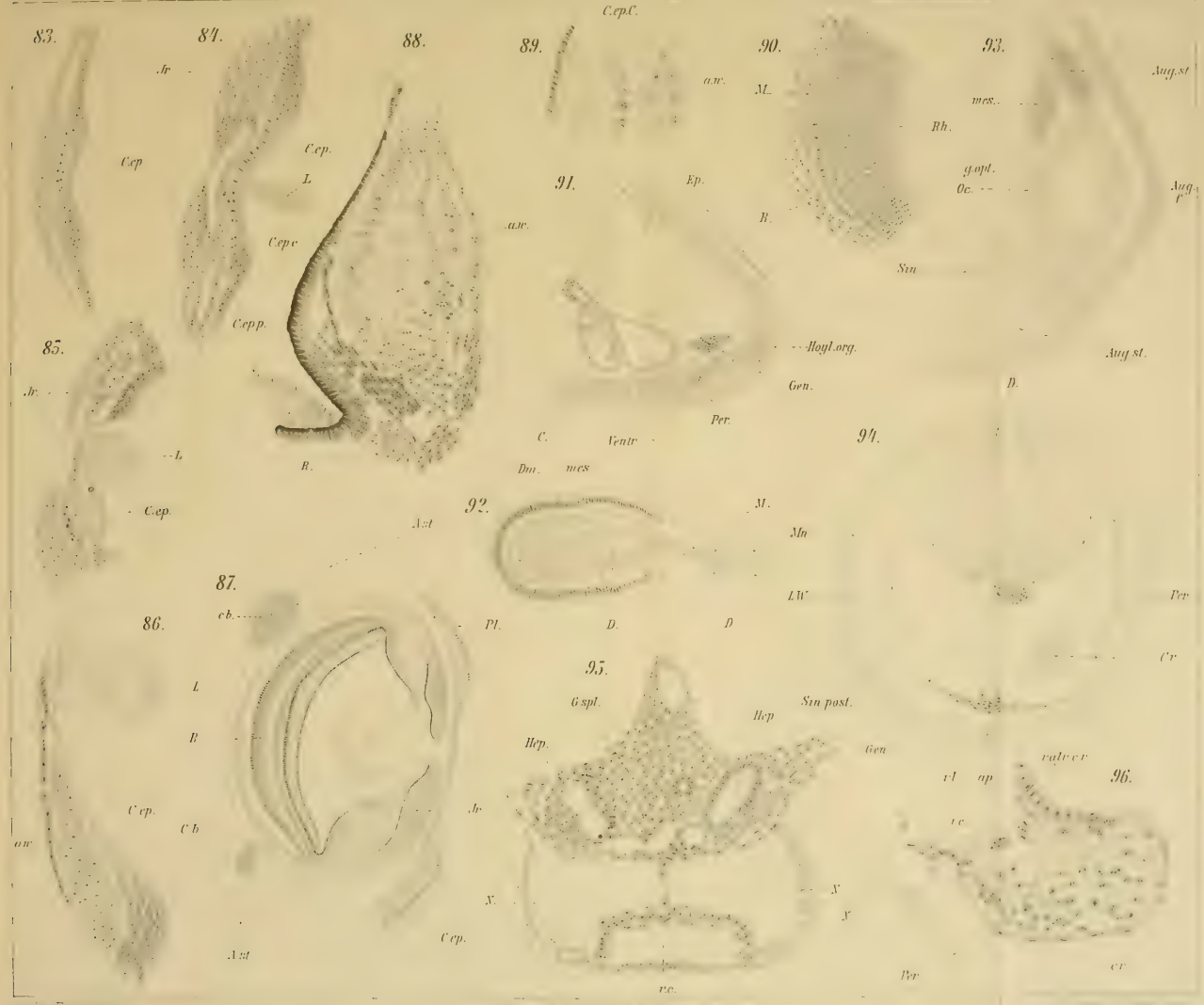
Enterognathus comatulae.

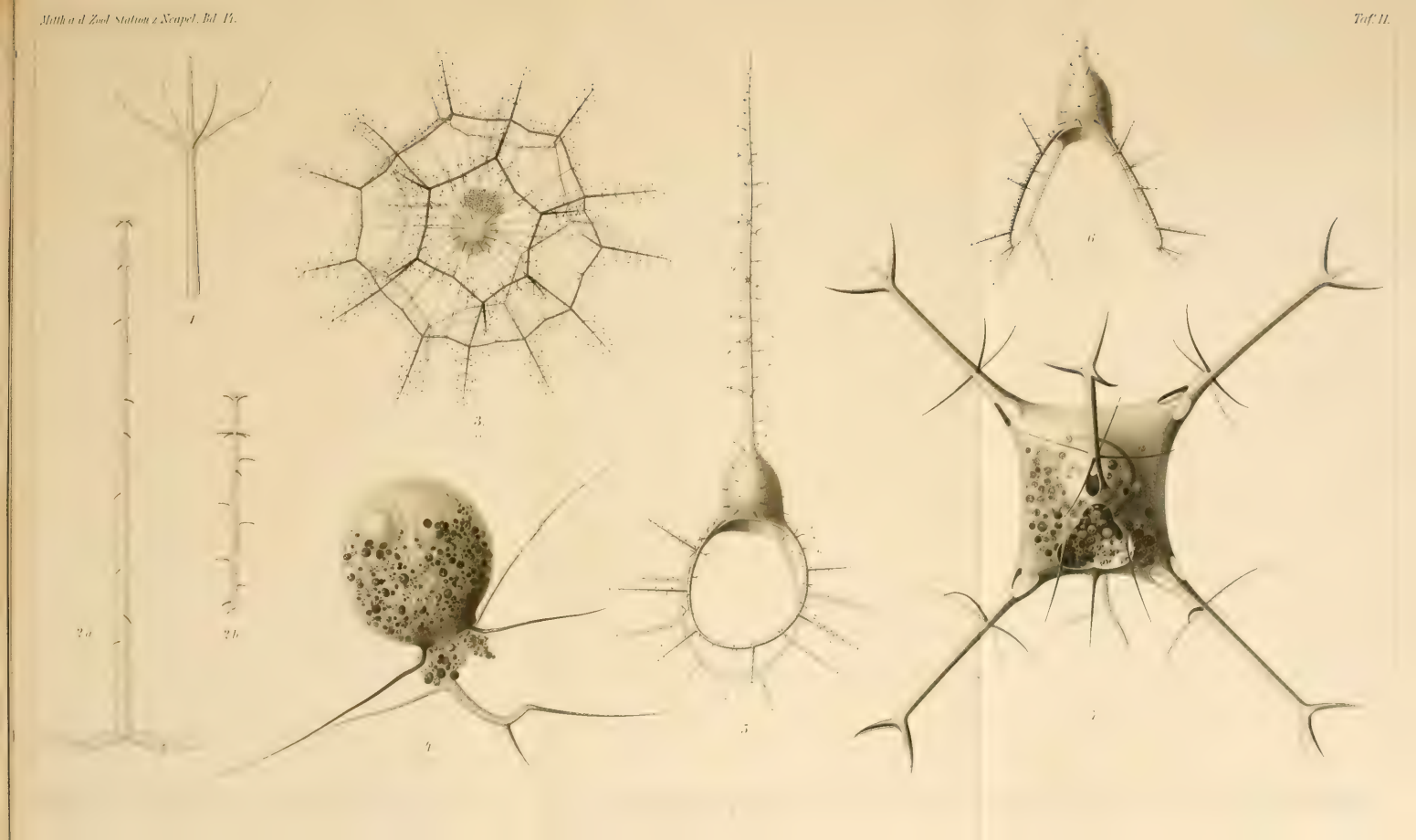

1.
2.
3A.
3B.
3C.
3D.
4A.
4B.
4C.
4D.
4E.
4F.
5A.
5B.
5C.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.

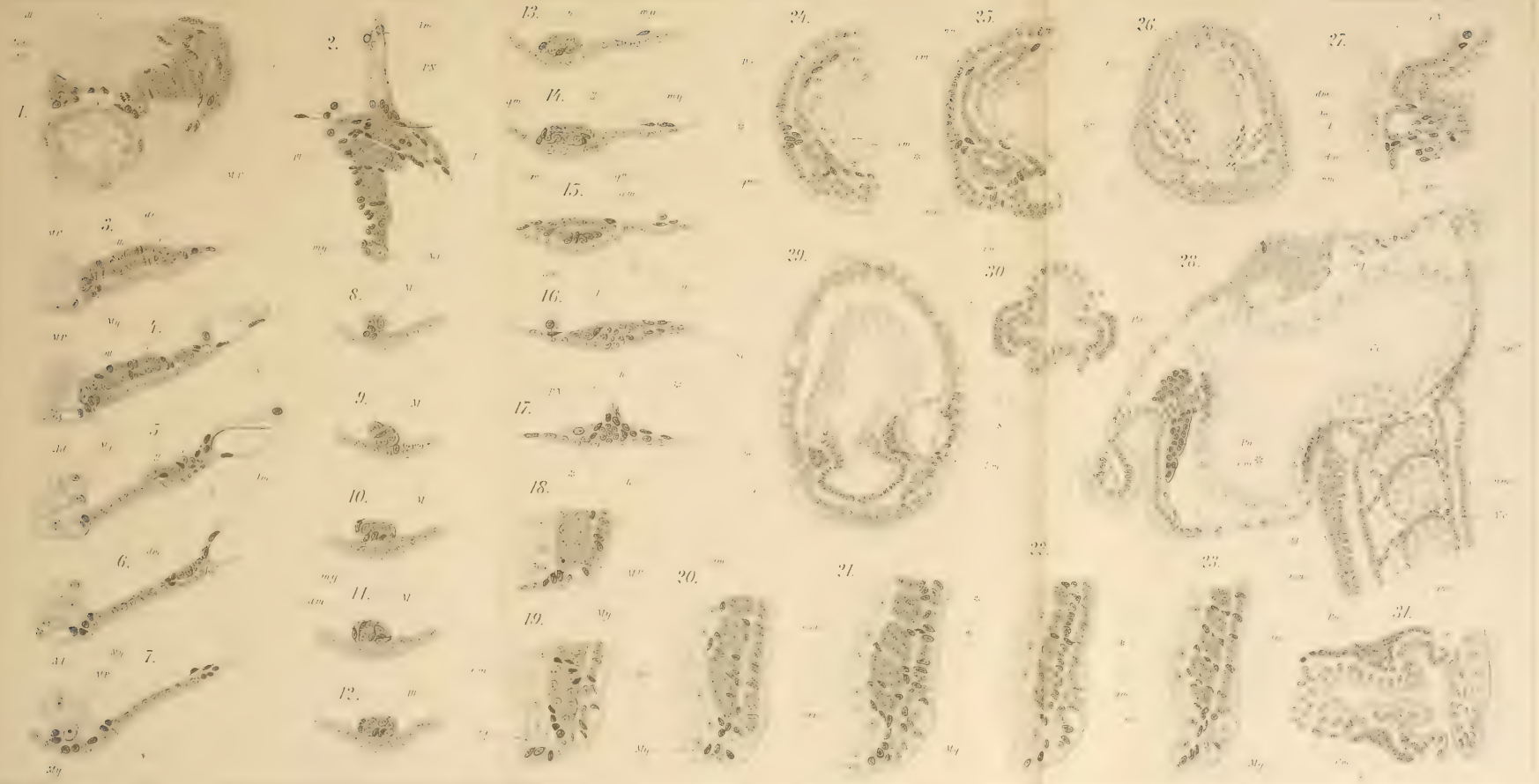



32.
Visc. g
Ot
33.
Visc. g
Ot
34.
Visc. g
Mes
Ped. g
Ot
Inf
Visc. g
35.
Ot
G. visc
G. visc
36.
G. visc
Inf
n
n
Ot
Inf
37.
Ot.
H
n v
n p i
Mn.
38.
g c
Mn
Ect
Gen
g v
P
Inf
Ect
Ot
C v
39.
Hoyl. org
Br
Sin. post
Sin. post
Dot.
Coel. peri
Coel. peri
c v
v c
Br
40.
Sin. post
Mn
C.
Coel. N
Int.
v c
c v
41.
Sin. p
Sin. p.
D
Mn.
Per.
Coel. p.
C.
C.
Coel. N.
Coel. N
v.c.
Int.
c v
42.
Sch. dr.
Per
D
C.
C
Per. dr.
C. v
Mn
Per.
Per.
v.c.
Gen
D
43.
Sin. p
D
C
Per
V br
c v.
N
v c
44.
Per
Per. dr.
Per.
V c
Per.
45.
D
46.
Gen
D.
47.
Sch. dr.
48.
P
C v
c
P
Br
Per. dr
v c
Mnh
v c
c v
mh
49.
m d
Sin
p
mh
C v
P.
Mn
N
v c
mh
50.
m d
H
H
Br
v c
T
Int

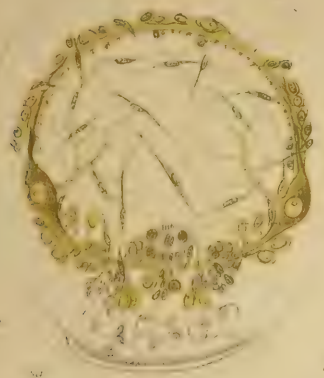

51.
Vabd
Dot
Sm.post.
Int
Dot
C.
a p
52.
Vabd
Per
Gen
Vc
53.
Mes
Dot
Genn
Ot
Aeq st
Int
59.
Ect
Gen.
60a.
Dot k
60b.
Per.
Dm
58.
Deg n
Ect.
Dot
56.
Dot
Int
55.
g opt
57.
g opt
54.
61.
62.
71.
chr
a
Mes
b
Dm
72.
Chr
Ep'
Mus
70.
69.
Dm
63.
Dm
Schl z
Stm pvesbd
64.
Dot m
Mes
g ped
65.
Mes
66.
67.
Dot
74.
Hypd a
Mus
Hypd a
73.
P
75.
P
P
68.
Sch
78.
Sch
Sch
76.
P
Peridt
77.
Peridt
P
Sct
79.
Mes
Sch
Ep
80.
Ep
Ep
81.
Sch
Ep
Mes
Ep
Dm
82.
Sch
Dot
Ep


83.
84.
88.
89.
90.
93.
91.
85.
92.
94.
87.
86.
95.
96.
C.ep.C.
a.w.
M.
Rh.
mes.
Aug.st
g.opt.
Oc.
Ep.
R.
Sin
Aug.st.
Hoyl.org.
Gen.
Per.
C.
Ventr
Dm.
mes
Mn
LW
Pl.
D.
Cr
G.spl.
Hep
Sin post.
Hep.
Gen
ralv.c.r
r.l
ap
r.c.
Jr
C.ep.
L
C.ep.c
C.ep.p.
R.
A.st
cb.
C.b
N.
Per
cr


1
2a
2b
3
4
5
6
7

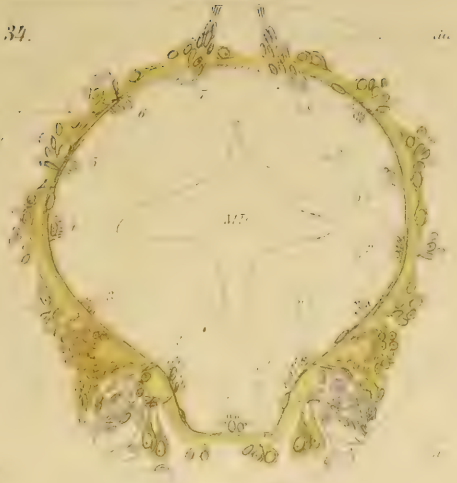

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.

32.

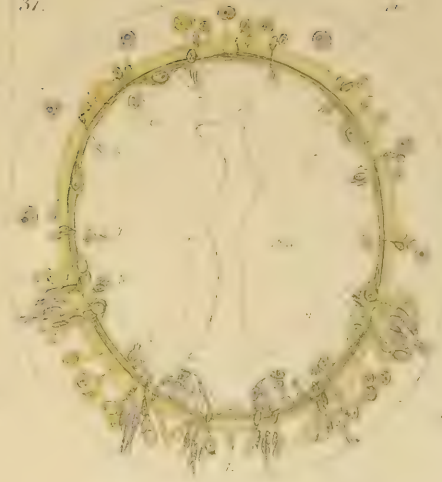


35.

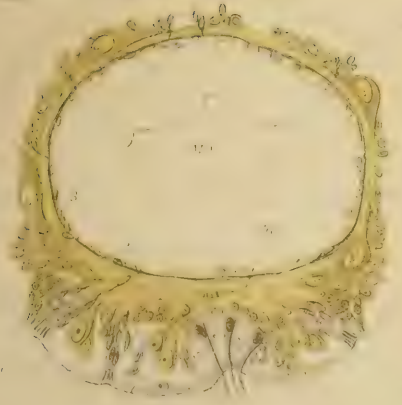
34.



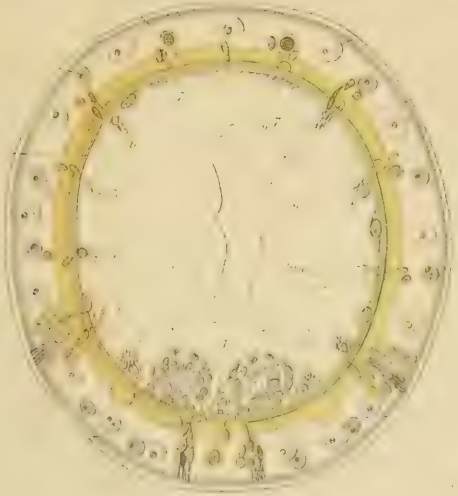
37.



33.

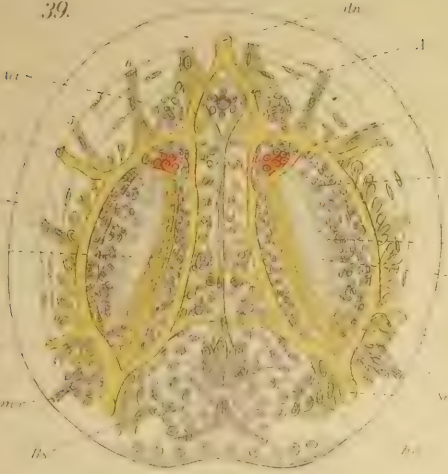


36.



38.

39.



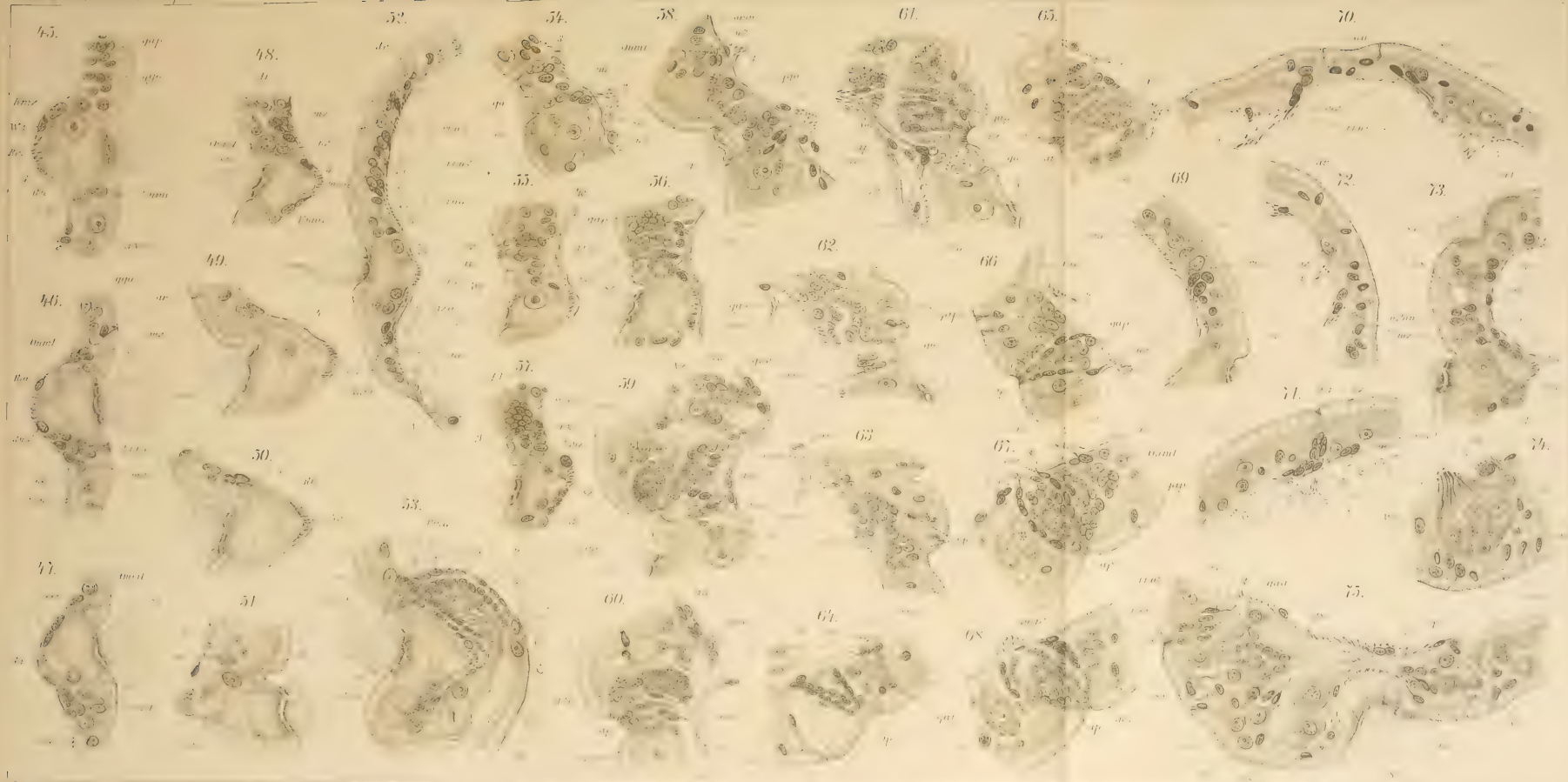
41.

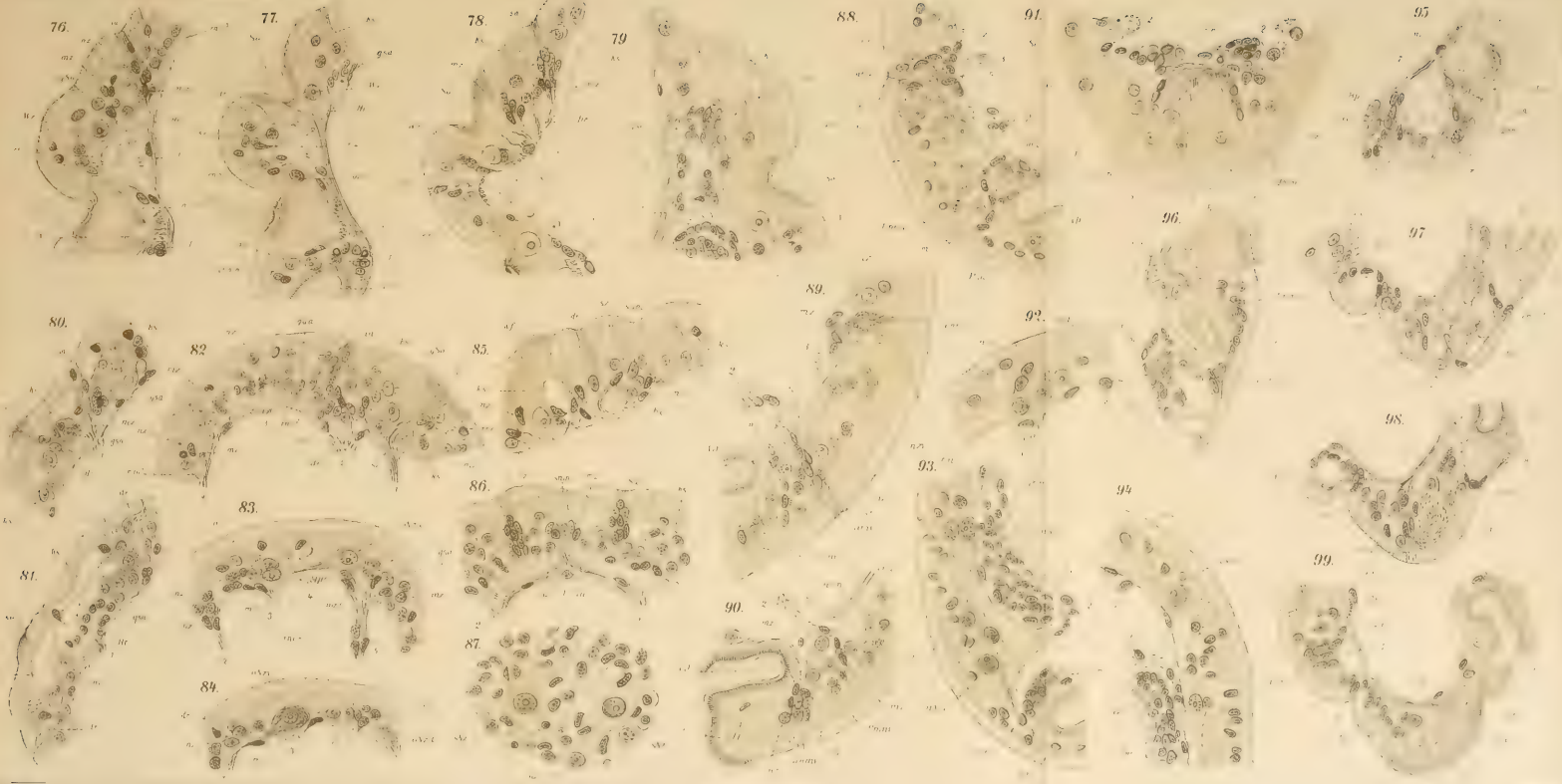
43.

40.

42.

44.


45.
48.
52.
54.
58.
61.
65.
70.
46.
49.
55.
56.
62.
66.
69.
72.
73.
47.
50.
53.
57.
59.
63.
67.
71.
74.
51.
60.
64.
68.
75.


76.
77.
78.
79
88.
91.
95
96.
97
80.
82
85.
89.
92.
98.
83.
86.
93.
94
99.
81.
90.
84.
87.

100.
101.
102.
103.
104.
105.
106.
107.
108.
109.
110.
111.
112.
113.
114.
115.
116.
117.
118.
119.
120.
121.
122.
123.
124.
125.
126.
127.

1.
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11.
12.
13.
14.
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28

3 2044 106 267 65